



TITLE:

作物の生理生態情報の遠隔的モニタリングに関する基礎的研究-電磁波的作物生体情報と微気象要因の多次元センシングおよび環境生理学的解析-(Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

井上, 吉雄

CITATION:

井上, 吉雄. 作物の生理生態情報の遠隔的モニタリングに関する基礎的研究-電磁波的作物生体情報と微気象要因の多次元センシングおよび環境生理学的解析-. 京都大学, 1988, 農学博士

ISSUE DATE:

1988-11-24

URL:

<https://doi.org/10.14989/doctor.r6721>

RIGHT:

新 制

機

524

京大附図

作物の生理生態情報の遠隔的 モニタリングに関する基礎的研究

—電磁波的作物生体情報と微気象要因の多次元センシングおよび環境生理学的解析—

井上 吉雄

1988

作物の生理生態情報の遠隔的
モニタリングに関する基礎的研究

—電磁波的作物生体情報と微気象要因の多次元センシングおよび環境生理学的解析—

井上 吉雄

1988

目 次

第1章 緒 言	1
第2章 測定手法の原理および測定装置の構成	7
2.1 葉群温度および個葉温度測定のための赤外線放射温度センサ	7
2.2 作物群落の熱画像解析のためのサーモグラフィ装置および解析システム	14
2.3 作物の分光反射率の測定に用いたスペクトラルフォトメータ	15
2.4 群落のカラー写真の光学的解析に用いたドラムスキャナシステム	17
2.5 圃場における作物-環境系の多次元センシングシステム	19
2.6 圃場における作物の生理状態、環境条件等の実測手法	20
2.6.1 蒸散速度、気孔抵抗の測定に用いた定常ボロメータ	20
2.6.2 光合成速度の測定に用いた2種類の携帯型光合成蒸散測定装置	22
2.6.3 深度別土壌含水率の測定に用いた中性子水分計	25
2.6.4 葉身クロロフィル濃度の測定に用いた葉緑素計	27
第3章 野外条件下における作物群落の熱画像解析	28
3.1 野外条件下における作物群落の表面葉温の分布	28
3.1.1 材料と方法	28
3.1.2 結果と考察	28
a. 葉と葉群の放射率および環境放射	28
b. 作物群落の表面葉温の分布	30
3.2 不完全な植被を持つ圃場表面の温度分布	35
3.2.1 材料と方法	35
3.2.2 結果と考察	36
第4章 赤外線放射温度センサによる葉群温度の測定およびその特性の検討	40
4.1 材料と方法	40
4.2 結果と考察	41
a. 赤外線放射温度センサによる群落表面温度と熱電対による葉群温度の比較	41
b. 葉群の放射温度と気温、飽差およびPARの関係	43
c. 赤外線放射温度センサの観測方向が葉群温度測定値に及ぼす影響	48
第5章 作物の蒸散速度および気孔抵抗の遠隔的モニタリングに関する基礎的検討	50
5.1 材料と方法	51
5.2 結果と考察	52
5.2.1 蒸散速度および気孔抵抗と微気象要因の関係の統計学的解析	52
5.2.2 熱収支モデルによる微気象生理学的解析ならびに遠隔手法による蒸散速度、気孔抵抗の評価モデル	54

a. 評価モデルの展開とその微気象生理学的検討	54
b. 蒸散速度および気孔抵抗の評価モデルの実験的検討	58
第6章 土壌乾燥および大気飽差が作物の蒸散速度、気孔抵抗に及ぼす影響の 微気象生理学的解析	68
6.1 材料と方法	69
6.2 結果と考察	70
a. 土壌・微気象要因および蒸散速度、気孔抵抗の生育に伴う推移	70
b. 土壌乾燥、大気飽差とコムギの蒸散速度、気孔抵抗および 葉群温度の関係	72
第7章 作物の光合成活性の遠隔的モニタリングに関する基礎的検討	81
7.1 材料と方法	81
7.2 結果と考察	83
a. 水蒸気とCO ₂ の輸送過程に基づく光合成速度と蒸散速度の理論的關係	83
b. 野外条件下における光合成速度と蒸散速度の關係の実験的検討	84
c. 光合成速度に対する葉身クロロフィル濃度の影響	93
第8章 分光反射特性による葉身クロロフィル濃度、緑葉面積指数 および登熟程度の遠隔的モニタリングに関する基礎的検討	96
8.1 材料と方法	97
8.2 結果と考察	99
a. 群落表層における分光反射率の面的分布の解析	99
b. 分光反射率による葉身クロロフィル濃度の推定	102
c. 分光反射特性の生育に伴う変化、および緑葉面積指数との関係	105
d. 分光反射特性と登熟程度の関係	113
第9章 総合考察	118
9.1 作物の環境生理的生産活性の評価指標についての理論的検討	118
a. 蒸散速度からみた生理的活性の指標化に関する考察	118
b. 水利用効率の評価に関する考察	122
9.2 作物-環境系の動態の把握と作物生体情報のリアルタイム・リモート モニタリング手法の展望	123
要約	126
謝辞	133
引用文献	134
English Summary	145

第 1 章 結 言

「稲と語る」といわれるように、篤農は毎日作物の姿かたちを眺め、葉の色を見ながら作物の生育状態を見極め、それを栽培管理や作柄の判断基準として利用してきた。ここでいう「眺め」・「語る」とは、いかえれば作物生体のもつさまざまな情報をセンシングし、モニタリングするということである。そこでは、単に可視光による色データだけでなく、繁茂のしかたなどを含む多様な情報がよみとられ、総合的な生育診断が行われている。

生育診断は、本来作物の生育調節技術の要に位置するだけでなく、栽培管理の計画化と適正化あるいは収量予測や作付計画などの基礎をなすものである。このような意味で、生育の診断や予測技術は、様々な個別技術や栽培研究とはやや異なったソフトウェアとしての側面を持っている。そして、診断や予測のためには単に気象情報だけでなく、作物自身の実時間的（リアルタイム）な生体情報がきわめて有用な情報源となる。特に、土地利用型作物の栽培は時々刻々変動する自然環境条件のもとで行われるため、気象等環境要因の予測と同時に作物の生育状況、機能活性などを的確に把握し、技術的処方せんに結びつけることが重要な意味を持つ（図 1.1）。現在、情報関連技術の発達を背景として、農業現場にもパーソナルコンピュータが普及し、またニューメディア等を利用した情報システム化が進みつつあるため、今後、数式モデル等による定量的な診断・予測技術の利用はますます活発になるものと予想される。

このような背景の中で、作物生体のセンシング技術およびモニタリング手法は、作物の生理的あるいは生態的な機能と状態を的確に把握するための方法として、「眺め」・「語る」を超えて高度に展開されるべき研究分野であると考えられる。

ところで、従来の作物調査法は、抜き取りなどの破壊的あるいは接触的な調査がほとんどで、同一対象を経時的に追跡することは不可能であった。また、このような方法は調査に時間がかかるだけでなく、群落を代表するデータを得るためには多くの労力を要し、さらに調査行為そのものが作物に与える影響を必ずしも無視できないなどの問題点をかかえていた。そして、測定項目も乾物重、茎数、草丈など外部形態的なものが主であった。一方、作物調査法や生育診断に関連するものとして近年、葉色板⁸⁹⁾や葉身の透過光を利用した葉緑素計¹⁸²⁾などが実用化されており、広域的にはリモートセンシング技術を活用した生育状態の把握手法についての研究も進みつつある。リモートセンシング分野では、航空機や人工衛星による作況推定の観点から、MSS (Multi-Spectral Scanner) 等による分光反射特性の利用や分光センサの開発^{1, 2, 82, 97, 144, 149)}が行われており、作目判読や植物体現存量 (Biomass)・繁茂度・生育ステージなどの推定も試みられている^{82, 97, 149, 161)}。また、分光反射特性だけでなくレーダーやマイクロ波を利用して土壌水分を推定する方法に関する研究^{155, 156)}も行われており、多面的な広がりを見せている。

一方、このような流れとは別に、生長・収量・発育の定量的予測を目的として、統計的手法だけでなく、作物の気象生態的な解析に基づく多様なシミュレーションモデルの研究が進められている^{36, 37, 49, 95, 107, 138, 160, 166, 167)}。

しかし、これまでのところ圃場における作物群落からの電磁波的生体情報と微気象データを総合的・多変量的に利用して、群落の生産機能や状態をモニタリングする技術に関しては世界的にも研究が少ない。特に野外条件下における作物の蒸散速度や光合成活性、水ストレスなどの生理的な機能・状態を遠隔的に推定する手法に関する研究はこれまでに見られない。

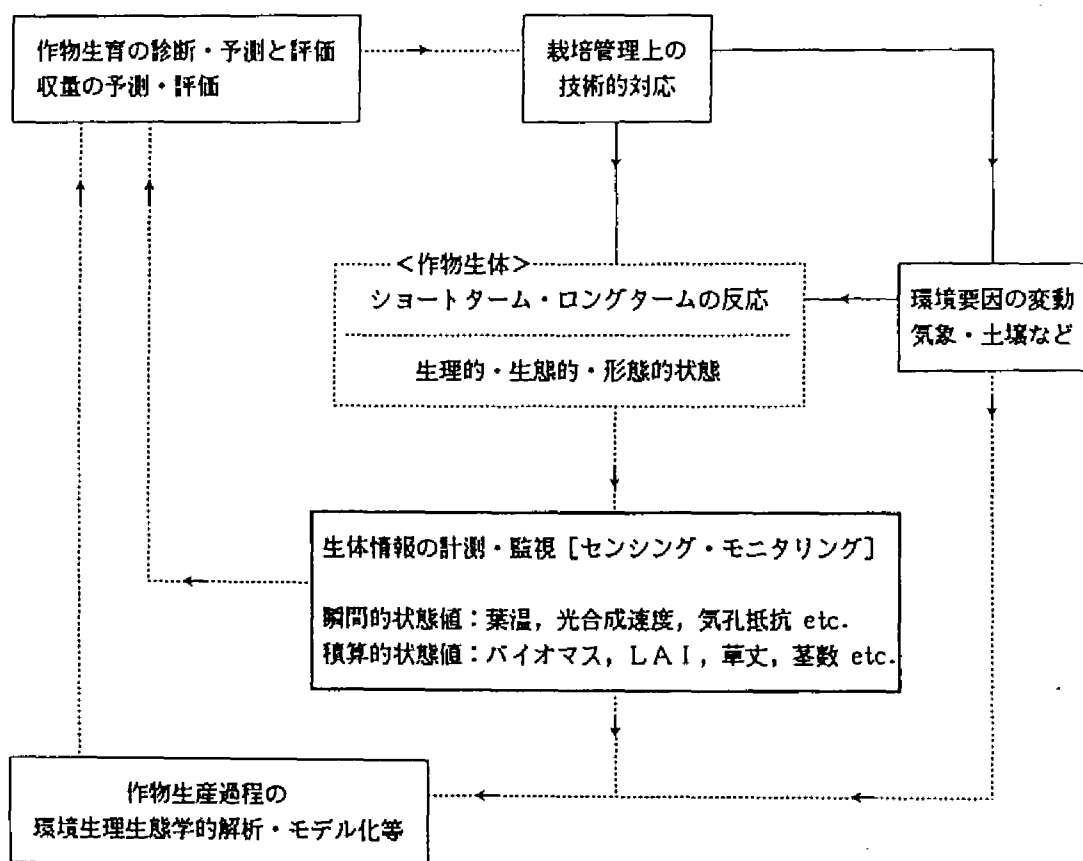


図1.1 作物生体情報モニタリング技術の農業技術的機能

注1) ————— : 影響の方向, - - - - - : 情報の流れの方向。

2) ショートタームの反応とは気温、日射などに対する葉温の反応のように応答時間が短い反応。ロングタームの反応とはショートタームの反応が積算されて発現するもので、葉色や葉面積指数(LAI)の反応のように応答時間が長い反応。

圃場における作物と諸環境要因は互いに複雑に作用しながら変化しており、自然条件下における作物とそれを取り囲む環境の変動は、これを一つの系の運動とみなすことができる。そこで、これを作物生態学的な観点から「作物-環境系」と呼ぶことにする^{45,47,157)}。図1.2に、このような「作物-環境系」の諸要因のうち、本論文で考慮した要因を中心に、それらの相互関連を模式的に示した。図に取り上げた要因だけでも、単に数が多いだけでなく互いに極

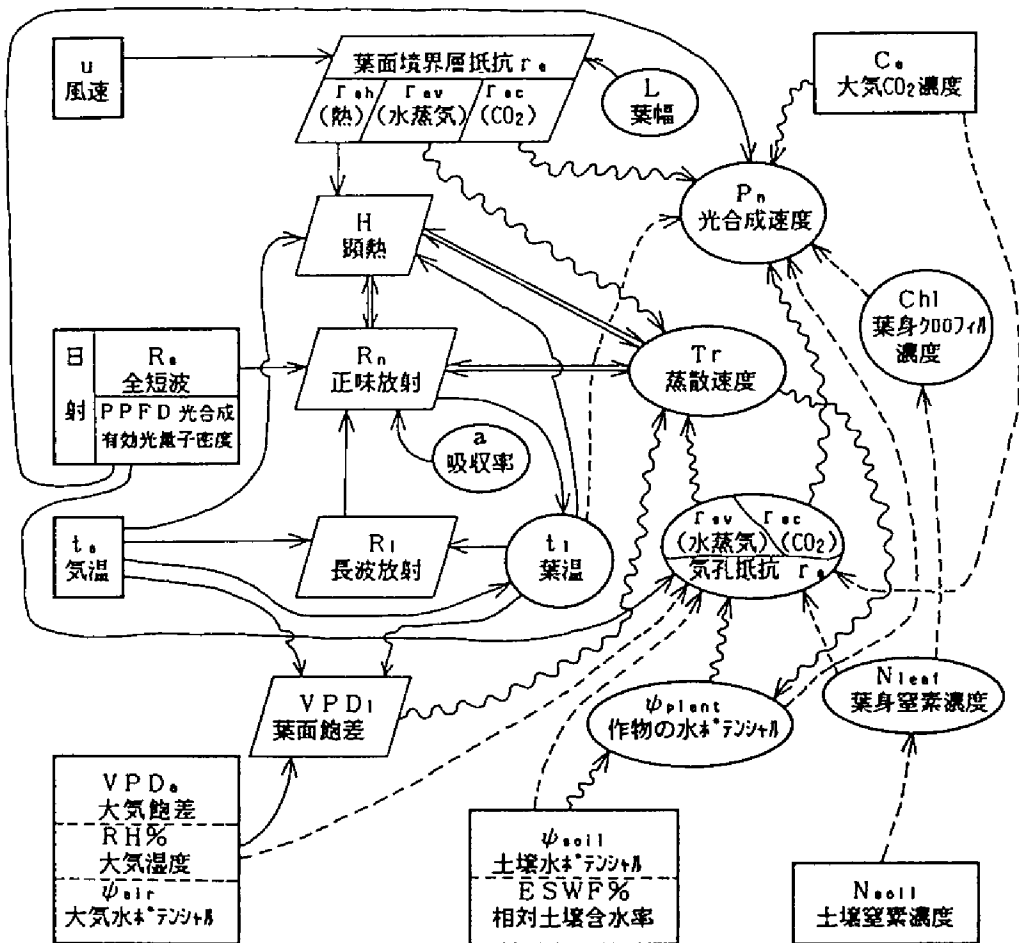


図1.2 個葉レベルのエネルギーと水・CO₂の移動からみた土壌-作物-大気系における主要な要因間の微気象生理学的相互関係

- 注) : 独立変数的環境要因
 : 作物特性的要因
 : 両者の中間的要因
→, ⇒ : エネルギーの移動からみた影響の方向
~~~~~> : 水・CO<sub>2</sub>の移動からみた影響の方向  
----> : その他の影響の方向



めて複雑に関係している。しかも、これらが時々刻々ダイナミックに変化しているのが圃場における現象の実態であろう。

一方、計測技術の分野では一般に、複雑な測定対象からの多変量データを同時的あるいは広域的に計測し、これにもとづいて有用な情報を抽出することを多次元センシング (Multi-Dimensional Sensing) と呼んでいる<sup>22)</sup>。現在の農業研究分野では、上記のような「作物-環境系」からの電磁波的な生体情報を含む多次元センシングデータに基づいて、作物生体のストレス反応や光合成・蒸散機能を連続的に監視 (モニタリング) するために必要な基礎的知見は、断片的かつ極めて少ないのが現状である。このようなモニタリングが可能になれば、変動環境下にある植物生体システムの動的特性を生理面から解明するための手段になるだけでなく、生理状態をモニタしながら灌漑のスケジューリングや施肥などの栽培管理をより的確に行うなど、従来の生育診断方法をより生体機能の現状に即したシステムティックなものへと展開できる (図1.1)。

このような流れの研究のひとつとして最近、作物の植被温度を水ストレス強度の判別に使おうとする試みがアメリカの乾燥地帯を中心にいくつかなされており<sup>41)・61)</sup>、植被温度あるいは葉-気温差を直接水ストレスの指標にする試みもなされている<sup>62)</sup>。しかし、一般に圃場では気温、光、湿度、風速等多くの要因が互いに関連しながら変動しているために単独の情報による診断や予測は困難な場合が多い (図1.2)。一方、人工衛星などによる従来のリモートセンシング研究では、生体などを含む複雑な構造をブラックボックスとしたまま、観測対象を単なる物体とみなして分光反射特性との相関係数のみを手がかりにしている傾向があった<sup>19)</sup>。そして、そのことが推定精度の向上と結果の普遍化を妨げてきたようにみえる。

以上のような背景に立って、本研究においては作物の環境生理生態的な動態を中心に据えて、その機能と状態を非破壊非接触的に診断するために必要な基礎的知見を得ることを目標にした。すなわち、多次元センシングによって「作物-環境系」から多変量データを計測し、その環境生理学的解析を行うとともに遠隔的モニタリング手法についての基礎的検討を行った。本研究における具体的研究方法は、基本的に以下の3過程からなる (図1.3)。

(1) 作物-環境系の多次元センシングシステムの確立と、電磁波データを中心とする諸要因の特性の検討。すなわち、作物群落・個体から直接得られる電磁波的な生体情報と、その周辺の気温・飽差・風速・放射エネルギーなどの微気象データを同時自動計測し、その変化の特性や相互関係を解析した。なお、ここでいう電磁波的な作物生体情報とは、赤外線放射センサによって得られる群落温度あるいは葉温、および分光光度センサによって得られる波長別反射特性の二つを意味する。これらのデータはすべて、対象に触れることなく遠隔的に、ほぼ瞬時的に取得することができるという特徴を持っている。そして、このようなデータから有用な情報を抽出するための基礎として、群落表面温度の面的分布など観測データ固有の特性や測定手法上

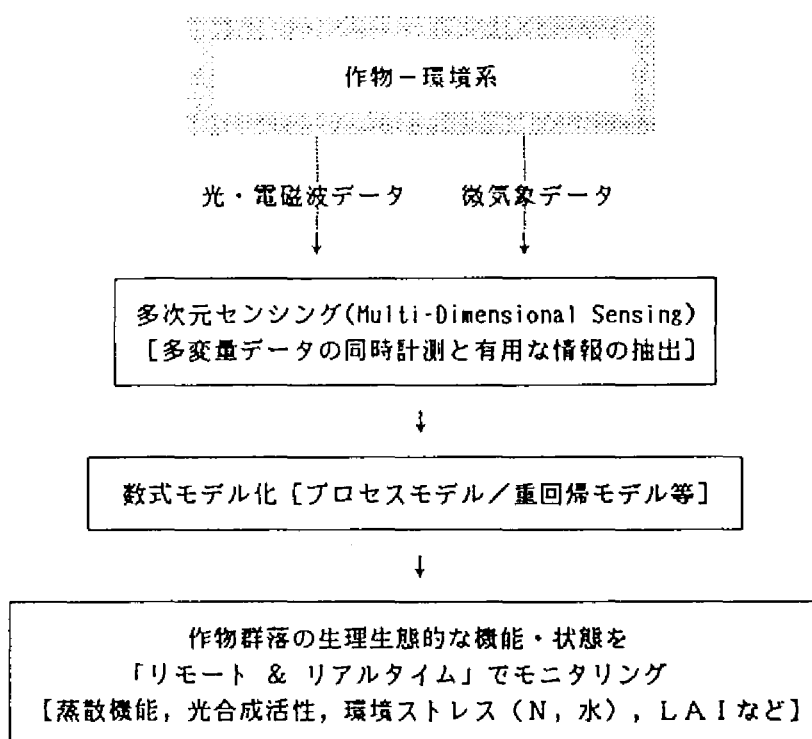


図 1. 3 基本的研究方法の概要

の問題点等について検討した。

(2) 上記のデータ取得と同時に、生育予測・診断・栽培管理の上で重要な生理生態的機能・状態、すなわち蒸散速度・気孔抵抗・光合成速度・体内水分状態・葉面クロロフィル濃度を種々の環境条件下で取得した。そして、これらの多変量データ間の環境生理学的因果関係を解析し、センシングデータと生理的機能との関係についての基礎知見を得た。

(3) 上記の結果に基づきつつ、作物の生理生態の状態をリアルタイムかつ遠隔的に推定するための数式的モデル化を図った。すなわち、葉面における熱収支過程や、葉面境界層と気孔を介した水蒸気と  $\text{CO}_2$  ガスの輸送過程などに関する物理学の諸法則、さらにはストレスに対する気孔の挙動等の知見などに基づいた構造モデルあるいは重回帰モデルを作成した。

なお、本研究では従来型の調査手法の欠点を回避すること、および情報システム化を図るという二つの観点から、前提条件として、作物-環境系に対して調査による攪乱を与えないよう非接触であること、同一対象を経時的、追跡的にモニタできるよう非破壊であること、迅速・省力的にモニタできること、などを必要条件に設定して研究を進めた。

本論文の構成は以下のようである。まず、第2章では電磁波的作物生体情報の計測方法を中

心に、その測定原理ならびに測定手法の基礎について実験的な検討を行った。また、圃場における作物-環境系からモニタリング情報を取得するための多次元センシングシステム、および作物の生理状態等の実測値を得るために用いた各種計測手法についても述べた。第3章では、サーモグラフィ装置を用いて、野外条件下における各種作物群落の表面温度の分布ならびに圃場表面温度の分布等について解析した。また、第4章においては、赤外線放射温度センサによる葉温の特性等を熱電対によるそれと比較検討し、微気象要因との関係を解析した。これらの基礎的検討の上に立って、第5章では蒸散速度および気孔抵抗と微気象要因の関係を解析するとともに、これらの生理的機能を遠隔的に推定するための方法を提示し、実験的検証を行った。また、第6章では、重要な環境ストレス要因のひとつである土壤乾燥が、蒸散速度や気孔抵抗に及ぼす影響を解析し、第5章の方法を応用して土壤乾燥ストレスの強度を推定するための基礎的検討を行った。さらに第7章では、第5章の方法に基づいて光合成速度を遠隔的に推定するための基礎として、野外条件下における蒸散速度と光合成速度の関係を定量的に解析した。また、土壤窒素状態と関連の深い葉身クロロフィル濃度と光合成速度の関係を解析した。さらに、その葉身クロロフィル濃度を遠隔的に推定するための基礎として、第8章では葉の分光反射特性と葉身クロロフィル濃度の関係を検討した。また、分光反射率と葉面積や登熟程度との関係についても解析を行った。そして、第9章においては、以上の諸章で検討した方法の応用を前提として、環境ストレスの影響や品種の潜在的能力を野外条件下で比較するための評価指標について理論的検討を行った。そして最後に、作物を対象とするセンシング技術あるいは作物生理機能のモニタリング手法研究の、今後の展開方向について総合的な考察を行った。

## 第2章 測定手法の原理および 測定装置の構成

本章では、本研究において共通的に用いられた各種センサ、計測機器などについて、その構成と原理ならびに実際的な問題点を記述する。すなわち、① 作物からの電磁波的生体情報を非破壊非接触的に計測するための赤外線放射センサおよびスペクトラルフォトメータについての実験的・理論的検討結果、② 圃場群落—環境系から、群落表面温度または個葉温度、分光反射特性などの電磁波情報をはじめ気温、飽差、光合成有効光量子密度（PPFD）、日射量、風速等を同時計測するための多次元センシングシステム（Multi-Sensing System）、③ 群落の表面温度および反射スペクトルの面的分布を解析するために用いた画像解析システム、さらに、④ 圃場における作物の蒸散速度、光合成速度、クロロフィル濃度等の生理状態の実測手法ならびに土壌水分状態の計測手法についてもここで一括して述べる。

### 2.1 葉群温度および個葉温度測定のための赤外線放射温度センサ

作物葉温は他の多くの気象的・生物的要因との相互関係によって規定され、ダイナミックに変動している（図1.2参照）。特に、葉温は葉面からの顕熱輸送と長波放射に直接関係しているだけでなく、葉面飽差の変化を介して蒸散速度に影響し、さらには光合成・呼吸などの生化学的過程にきわめて密接に関連している。したがって以下の諸章で論議するように、葉温は作物の生産的活性やストレス反応を検出するための重要なパラメタになり得る。

従来、熱電対やサーミスタによる葉温測定が広く行われてきたが、センサ張り付けの影響、センサの汚染などの問題、さらに葉群の代表値を得るためには反復数を多くとらねばならず、長期間連続的に測定することが困難であるなどいくつかの欠点をもっていた。一方、放射温度センサは遠隔的測定ができるため上記のような問題点がなく、特に群落など広がりのある面の葉温の平均値が瞬時的（5 msec～1 sec）に得られるという利点を持っている。

そこで、作物群落および個葉の表面温度を非接触的にとらえる手段として、本研究では Barnes, PRT-5 および Everest, Model 120 の2種類の放射温度計を用いた。実験に用いた各センサの特性値を表2.1に示した。たとえば個葉では微小な葉温の変化でも葉面飽差や蒸散速度に影響するので、できるだけ高精度で反復再現性のよいものが必要である。夏期の強日射下では土壌表面温度が70℃を越えることがあるため、本研究の目的からみて測定温度範囲は-20～100℃程度とした。

本装置による物体表面温度の測定は黒体放射に関する Stefan-Boltzmann の法則、

$$R_1 = \varepsilon \sigma t^4 \quad (2.1)$$

に基づく。ここで、 $R_1$ ：物体から一定の視野角をもつ装置へ入射する放射エネルギー、 $t$ ：物

体の表面温度,  $\epsilon$ : 物体表面の放射率,  $\sigma$ : Stefan-Boltzmann定数である. この式に基づいて, 表面温度は物体表面から射出される特定の波長域の赤外線エネルギー強度の関数として決定される<sup>147)</sup>. 本研究で用いた装置の測定波長域は, それぞれ  $9.5\sim 11.5\mu\text{m}$  および  $8\sim 14\mu\text{m}$  であった. これらの波長域では, 常温付近における赤外線放射エネルギーが大きく検出に有利であり, また, 赤外線エネルギーに対する測定大気中の水蒸気の吸収が小さく太陽光の分光反

表2. 1 実験に用いた赤外線放射温度センサの特性

|         | BARNES<br>PRT-5                      | EVEREST<br>MODEL 120                  |
|---------|--------------------------------------|---------------------------------------|
| 測定温度範囲  | $-20\sim 75\text{ }^{\circ}\text{C}$ | $-30\sim 100\text{ }^{\circ}\text{C}$ |
| 測定視野角   | $2^{\circ}$                          | $4^{\circ}$                           |
| 精度      | $0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$        | $0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$         |
| 分解能・再現性 | $0.1\text{ }^{\circ}\text{C}$        | $0.1\text{ }^{\circ}\text{C}$         |
| 応答速度    | $5\sim 500\text{ msec}$              | $60\text{ msec}\sim 1\text{ sec}$     |
| 検出波長    | $9.5\sim 11.5\mu\text{m}$            | $8\sim 14\mu\text{m}$                 |
| 検出器     | サーミスタボロメータ                           | サーモバイル                                |



図2. 1 赤外線放射温度センサによる作物群落の観測例

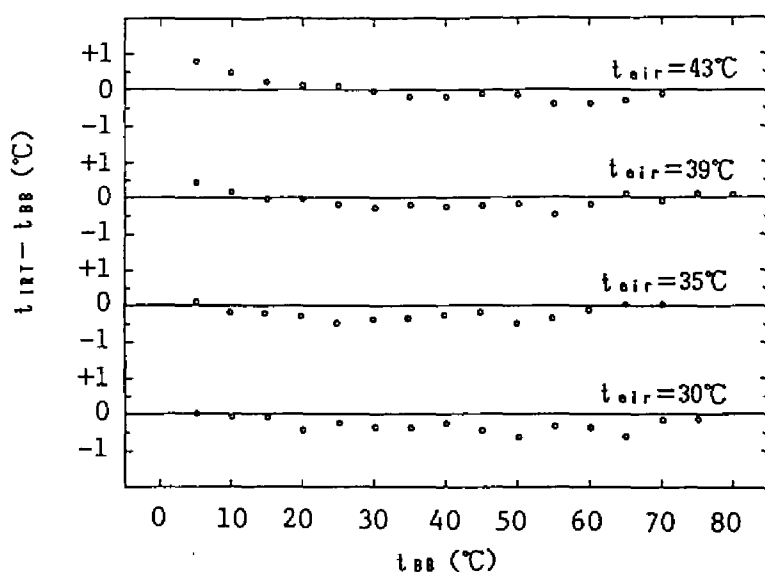


図2. 4 a) 赤外線放射温度センサのキャリブレーション結果の一例 -真値と読み関係(2) -

注)  $t_{IRT}$ : センサ読み (°C),  $t_{BB}$ : 黒体温度 (°C)  
 $t_{air}$ : 周囲温度 (°C),  $t_{BB}^*$ : 黒体温度の推定値 (°C)

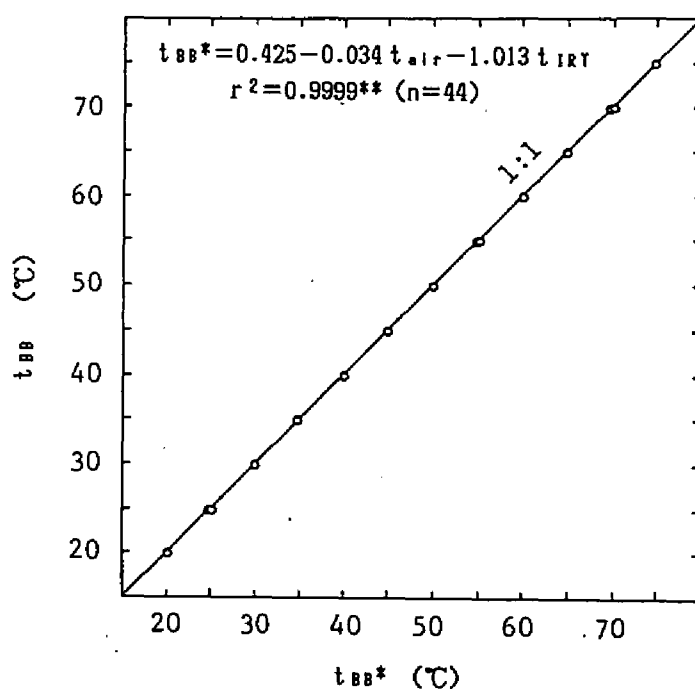


図2. 4 b) 赤外線放射温度センサのキャリブレーション結果の一例 -補正例(2) -

表 2.1 赤外線放射温度センサの俯角、高さと測定面の関係

| センサの<br>F O V | センサ<br>の高さ |   | 10°    | 20°   | 30°   | 観測の傾角 |       | 60°   | 70°   | 80°   | 90°   |
|---------------|------------|---|--------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|               |            |   |        |       |       | 40°   | 50°   |       |       |       |       |
| 2°            | h = 1m     | a | 0.585  | 0.150 | 0.070 | 0.042 | 0.030 | 0.023 | 0.020 | 0.018 | 0.017 |
|               |            | b | 0.101  | 0.051 | 0.035 | 0.027 | 0.023 | 0.020 | 0.019 | 0.018 | 0.017 |
|               |            | d | 0.058  | 0.007 | 0.002 | 0.001 | -     | -     | -     | -     | -     |
|               |            | S | 0.186  | 0.024 | 0.008 | 0.004 | 0.002 | 0.001 | 0.001 | 0.001 | 0.001 |
|               | h = 2m     | a | 1.169  | 0.299 | 0.140 | 0.085 | 0.060 | 0.047 | 0.040 | 0.036 | 0.035 |
|               |            | b | 0.202  | 0.102 | 0.070 | 0.054 | 0.046 | 0.040 | 0.037 | 0.035 | 0.035 |
|               |            | d | 0.116  | 0.014 | 0.004 | 0.002 | 0.001 | -     | -     | -     | -     |
|               |            | S | 0.742  | 0.096 | 0.031 | 0.014 | 0.009 | 0.006 | 0.005 | 0.004 | 0.004 |
|               | h = 3m     | a | 1.754  | 0.449 | 0.210 | 0.127 | 0.089 | 0.070 | 0.059 | 0.054 | 0.052 |
|               |            | b | 0.303  | 0.153 | 0.105 | 0.081 | 0.068 | 0.060 | 0.056 | 0.053 | 0.052 |
|               |            | d | 0.174  | 0.022 | 0.006 | 0.003 | 0.001 | 0.001 | -     | -     | -     |
|               |            | S | 1.670  | 0.206 | 0.069 | 0.032 | 0.019 | 0.013 | 0.010 | 0.009 | 0.009 |
|               | h = 4m     | a | 2.338  | 0.598 | 0.280 | 0.169 | 0.119 | 0.093 | 0.079 | 0.072 | 0.070 |
|               |            | b | 0.404  | 0.204 | 0.140 | 0.109 | 0.091 | 0.081 | 0.074 | 0.071 | 0.070 |
|               |            | d | 0.231  | 0.029 | 0.008 | 0.004 | 0.002 | 0.001 | 0.001 | -     | -     |
|               |            | S | 2.968  | 0.384 | 0.123 | 0.058 | 0.034 | 0.024 | 0.018 | 0.016 | 0.015 |
|               | h = 5m     | a | 2.923  | 0.748 | 0.349 | 0.211 | 0.149 | 0.116 | 0.099 | 0.090 | 0.087 |
|               |            | b | 0.505  | 0.255 | 0.175 | 0.136 | 0.114 | 0.101 | 0.093 | 0.089 | 0.087 |
|               |            | d | 0.289  | 0.036 | 0.011 | 0.004 | 0.002 | 0.001 | 0.001 | -     | -     |
|               |            | S | 4.638  | 0.600 | 0.192 | 0.090 | 0.053 | 0.037 | 0.029 | 0.025 | 0.024 |
| 4°            | h = 1m     | a | 1.205  | 0.301 | 0.140 | 0.085 | 0.060 | 0.047 | 0.040 | 0.036 | 0.035 |
|               |            | b | 0.205  | 0.103 | 0.070 | 0.054 | 0.046 | 0.040 | 0.037 | 0.035 | 0.035 |
|               |            | d | 0.239  | 0.029 | 0.008 | 0.004 | 0.002 | 0.001 | 0.001 | -     | -     |
|               |            | S | 0.777  | 0.097 | 0.031 | 0.014 | 0.009 | 0.006 | 0.005 | 0.004 | 0.004 |
|               | h = 2m     | a | 2.411  | 0.603 | 0.280 | 0.169 | 0.119 | 0.093 | 0.079 | 0.072 | 0.070 |
|               |            | b | 0.410  | 0.205 | 0.140 | 0.109 | 0.091 | 0.081 | 0.074 | 0.071 | 0.070 |
|               |            | d | 0.477  | 0.058 | 0.017 | 0.007 | 0.003 | 0.002 | 0.001 | -     | -     |
|               |            | S | 3.108  | 0.388 | 0.123 | 0.058 | 0.034 | 0.024 | 0.018 | 0.016 | 0.015 |
|               | h = 3m     | a | 3.616  | 0.904 | 0.421 | 0.254 | 0.179 | 0.140 | 0.119 | 0.108 | 0.105 |
|               |            | b | 0.615  | 0.308 | 0.210 | 0.163 | 0.137 | 0.121 | 0.111 | 0.106 | 0.105 |
|               |            | d | 0.716  | 0.087 | 0.025 | 0.011 | 0.005 | 0.003 | 0.002 | 0.001 | -     |
|               |            | S | 6.992  | 0.874 | 0.277 | 0.130 | 0.077 | 0.053 | 0.042 | 0.036 | 0.034 |
|               | h = 4m     | a | 4.821  | 1.205 | 0.561 | 0.339 | 0.238 | 0.186 | 0.158 | 0.144 | 0.140 |
|               |            | b | 0.821  | 0.410 | 0.280 | 0.217 | 0.182 | 0.161 | 0.149 | 0.142 | 0.140 |
|               |            | d | 0.955  | 0.116 | 0.034 | 0.014 | 0.007 | 0.004 | 0.002 | 0.001 | -     |
|               |            | S | 12.431 | 1.553 | 0.493 | 0.231 | 0.137 | 0.094 | 0.074 | 0.064 | 0.061 |
|               | h = 5m     | a | 6.027  | 1.506 | 0.701 | 0.423 | 0.298 | 0.233 | 0.198 | 0.180 | 0.175 |
|               |            | b | 1.026  | 0.513 | 0.350 | 0.272 | 0.228 | 0.202 | 0.186 | 0.177 | 0.175 |
|               |            | d | 1.194  | 0.145 | 0.042 | 0.018 | 0.009 | 0.005 | 0.003 | 0.001 | -     |
|               |            | S | 19.423 | 2.427 | 0.770 | 0.362 | 0.213 | 0.148 | 0.115 | 0.100 | 0.096 |

注) F O V : センサの視野角 (°),  $\theta$  : 俯角 (°), h : 群落表面からのセンサ高 (m)

a : 長半径 (m), b : 短半径 (m), d : 楕円中心と観測中心との距離 (m), S : 観測面積 (m<sup>2</sup>)

とすると測定楕円面の長半径  $a$ ，短半径  $b$ ，楕円の中心と光軸中心との距離  $d$ ，および面積  $S$  はそれぞれ次式で表わせる。

$$a = h / 2 \cdot \{ \cot(\theta - FOV/2) - \cot(\theta + FOV/2) \} \quad (2.2)$$

$$b = a \operatorname{cosec} \theta \tan(FOV/2) / (a^2 - d^2)^{1/2} \quad (2.3)$$

$$d = a - h \{ \cot \theta - \cot(\theta + FOV/2) \} \quad (2.4)$$

$$S = \pi a b \quad (2.5)$$

ここで， $h$ ：対象作物上のセンサの高さ(m)， $\theta$ ：センサの測定軸の俯角(°)。ここで用いた装置の視野角はそれぞれ  $2^\circ$  と  $4^\circ$  であったので， $FOV=2$ ， $FOV=4$  として各測定条件における測定表面積を試算しこれを基準にして観測を行った(表2.2)。なお， $\theta = FOV/2$  の場合には測定面の周囲は放物線となり， $0 < \theta < FOV/2$  の場合には双曲線となって，共に測定面積は無限大となり，測定値は意味を持たない。本装置は，次節で述べるような画像データを得る装置ではなく，2次元(厳密には3次元)の対象からある一つの代表値しか得られないため，群落あるいは個葉のどの領域を測定しているかは極めて重要なポイントとなる。

一般にどんなセンサ類においても，その精度と分解能を維持点検することが計測データの信頼性を保つうえで不可欠である。本研究で用いたセンサ類の中でも，特に赤外線放射温度センサは重要な役割を持っており，かつその実際的なキャリブレーション方法について述べたものが見当たらないので，ここでは特に赤外線放射温度センサのキャリブレーションに用いた方法について簡単に記述する。

実際の測定環境の周囲気温の範囲をカバーするように，室温を  $30, 35, 39, 43^\circ\text{C}$  の4種類に誤差  $1^\circ\text{C}$  以内で設定した。各室温条件において標準黒体炉の温度を  $5\sim 75^\circ\text{C}$  の範囲で  $5^\circ\text{C}$  間隔に順次設定した。標準黒体炉は大容量のコントローラによる電子冷却方式(ベルティエ素子)で，応答速度が速く設定誤差は  $0.1^\circ\text{C}$  以内であった。各設定温度に対するセンサの読みを記録した。そして，これらのデータに基づいて，センサの読みと周囲気温から真値を推定するための校正式を各センサについて求めた。実際にはセンサの読みが周囲気温によって影響される場合とされない場合があり，センサに固有の校正式が必要となる。図2.3および図2.4に測定結果の一例を示した。読みと真値と相関は一般に高いが，補正式を利用すれば  $r^2=0.9999$  という極めて高い相関係数が得られ，センサの読みから高い精度で真値が推定された。なお，図2.3に示したセンサの場合には，読みだけから真値を推定することができ，一方，図2.4に示したセンサの場合には周囲気温依存性が認められるため，真値を高精度で推定するためにはセンサ読みだけでなく周囲温度の計測をも必要とする。したがって，計測前には以上のようなキャリブレーションによってセンサのもつ特性を十分把握しておくことが必要である。





## 2.2 作物群落の熱画像解析のためのサーモグラフィ装置および解析システム

本節では、作物群落の表面温度分布を解析するために用いたサーモグラフィ装置の構造と計測システムについて記述する。前節2.1で述べた赤外線放射温度センサによって得られる測定値は、通常視野内の放射エネルギーの合計値に対応する一つの温度のみで、その視野の中がどのような温度の集合体から構成されているかについての情報は全く得られない。それに対して本装置では、作物群落から2次元の温度情報すなわち温度画像を把握することができる。

図2.5にサーモグラフィ装置による作物群落の観測の一例を示した。また、本研究に用いた熱画像の計測・解析システムの構成を図2.6に示した。サーモグラフィ装置として日本電子製サーモビューア JTG3200 を用い、解析系として PC 9801 (NEC) を結合して用いた。また、GP-IB インタフェイスを介しての、パーソナルコンピュータによる装置の制御 および画像データの処理には自作した BASIC+マシン語のソフトを用いた。

熱画像は赤外線カメラから取込まれ、コントローラに内蔵されたA/Dコンバータによってデジタル化され、同じく内蔵の画像メモリに記憶される。本体はメモリ容量として、240line  $\times$  512pixel  $\times$  8bit (256段階)を4画面持っている。そして、記憶された画像はイメージディスプレイにリアルタイムで表示される。さらに、本システムではビデオ装置を連結しており、すべての画像はビデオテープにアナログデータとして記憶できる。カメラ部分の検出器は



図2.5 サーモグラフィ装置による作物群落の観測例

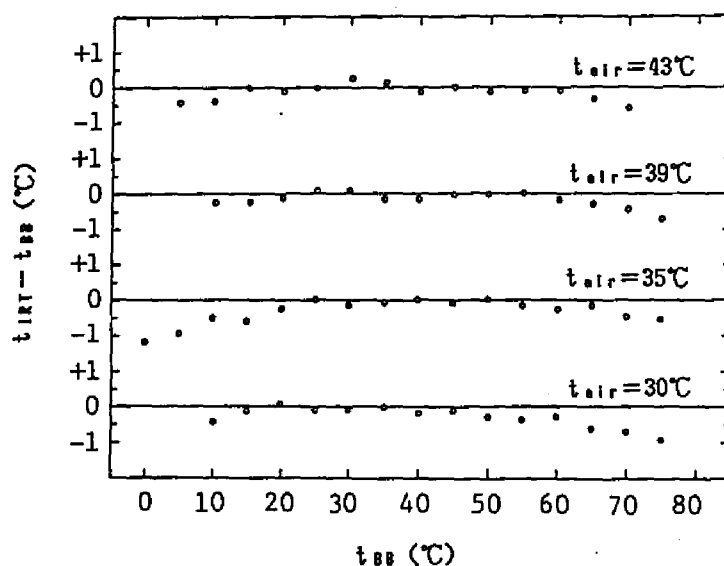


図2. 3 a) 赤外線放射温度センサのキャリブレーション結果の一例 - 真値と読みの関係 (1) -

注)  $t_{IRT}$ : センサ読み (°C),  $t_{BB}$ : 黒体温度 (°C)  
 $t_{air}$ : 周囲温度 (°C),  $t_{BB}^*$ : 黒体温度の推定値 (°C)

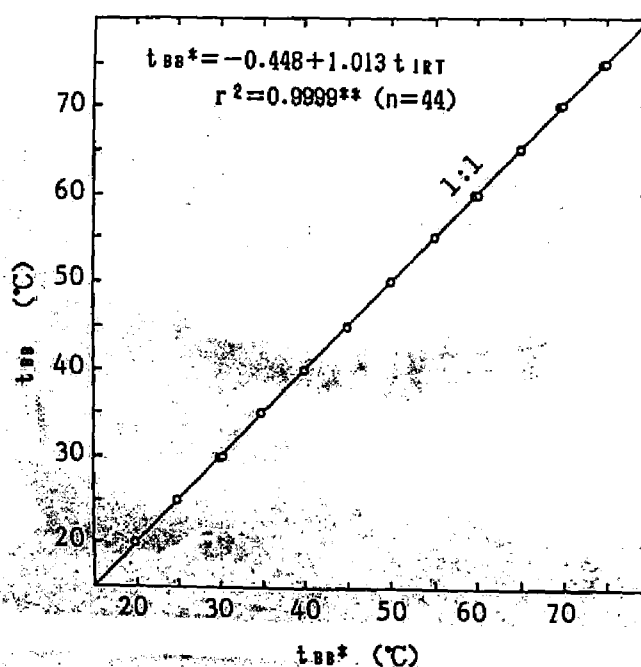


図2. 3 b) 赤外線放射温度センサのキャリブレーション結果の一例 - 補正例 (1) -

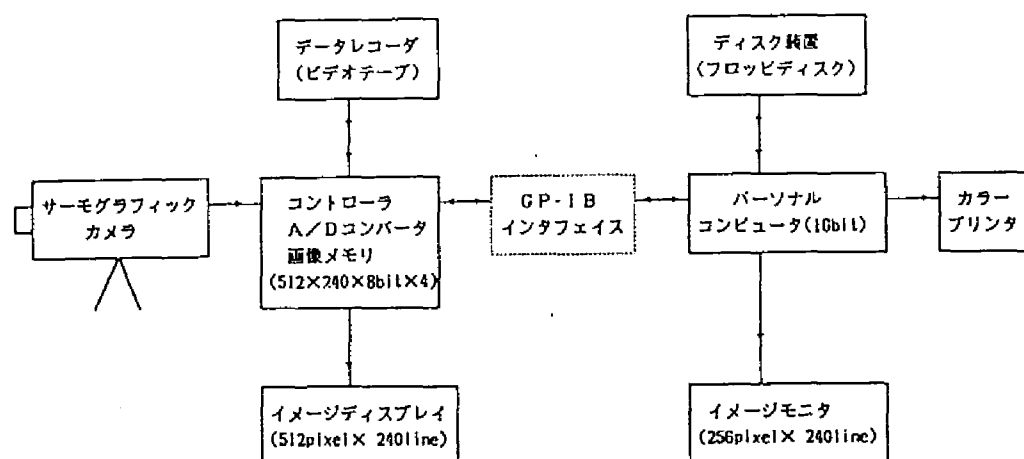


図2.6 作物群落の熱画像計測・解析システムの概要

液体窒素冷却型の水銀カドミウムテルリウム (HgCdTe), 観測波長域は  $8\sim 13\mu\text{m}$ , 温度分解能は  $0.025^\circ\text{C}$  であった。放射温度 (輝度温度) 測定の方法は前節で述べたのと同様、物体の絶対温度と放射エネルギーを関係づけた Stefan-Boltzmann の法則に基づくものである。2次元画像はこの検出器に対して機械的な走査を行うことによって得られるもので、走査時間は S/N 比の高低に応じて1画面あたりそれぞれ約8ないし2秒かかる。測定視野角は横  $25^\circ \times$  縦  $23^\circ$  (1倍) で同一画面について2倍と5倍のズームアップも利用できる。

### 2.3 作物の分光反射率の測定に用いたスペクトラルフォトメータ

作物群落からの分光反射特性はいわゆる多次元情報で波長ごとに多くの情報を含んでいる。これを測定対象の生理生態的特性に結びつけることによって、分光反射特性によるモニタリングが可能となる。本研究では、そのための基礎的検討を目的としているため、使用センサはできるだけ波長幅が広いことが望ましい。ただし、一旦測定対象の生理生態的特性を推定するのに必要な波長が明らかになれば、それら特定の少数波長の分光情報のみを取得すればよく、センサ自体もそれに応じた単純で安価なものを作成することが可能であろう。

本研究では以下のような2種類の分光センサを用いた。まず、図2.7に可視～近赤外の波長に観測域をもつ分光反射率測定システムの概要を示した。分光器は干渉フィルタとカットフィルタによって特定の波長の分光エネルギー強度を測定する方式で、測定波長範囲は  $400\sim 1050\text{nm}$  で半値幅が  $10\text{nm}$ , 17band を持つ (阿部設計, 2703MM型)。測定視野角は目的に応じて

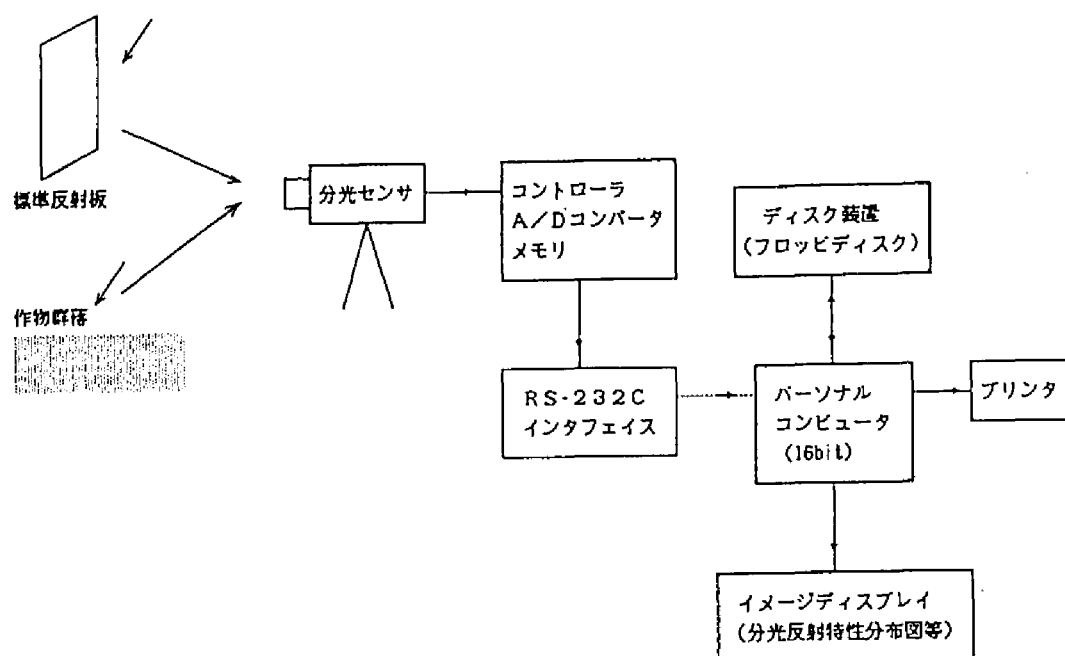


図2.7 分光反射率計測システムの概要

2°と10°を選択できるが、ここでは2°を使用した。なお、測定面の面積や形は放射温度センサについて述べたと同様、センサの角度や高さに依存する（図2.2参照）。分光センサはバッテリー駆動で、全波長の一回の走査に約50秒を要する。図2.7に示したように、野外において計測されたスペクトルデータは制御部のメモリに自動的に記録され、すべてのデータはRS-232Cを介してパーソナルコンピュータ上にファイル化された。

一方、上記のセンサのほかに、8バンドの独立波長センサをもつ分光センサMMR (Barnes, Modular Multiband Radiometer) を用いた。このセンサのもつ8バンドのうち7バンドは、人工衛星Landsat-IV、-Vに搭載されているTM (Thematic Mapper) の波長と重なっている。各バンドの波長域 (単位nm) と使用検出器はつぎのようである。MMR 1: 450~520, MMR 2: 520~600, MMR 3: 630~690, MMR 4: 760~900 (以上 Silicon), MMR 5: 1150~1300, MMR 6: 1550~1750, MMR 7: 2080~2350 (以上 PbS), MMR 8: 10400~12500 (LiTaO<sub>3</sub>)。すなわち、青、緑、赤の可視域3バンドと近赤外域2バンド、中赤外2バンドに加え、熱赤外バンドも持っており、熱赤外バンドは本章第1節で記述した赤外線放射温度センサと同様の機能を果たす。FOV (視野角) は8バンドとも15°である。本器では各バンドのセンサが並列的にならんでおり、波長ごとの走査なしに瞬間的に各波

長のデータが取得されるので、同一実験区から繰り返し多くのデータを計測するのには好適である。ただし、測定距離に応じて、各バンドの視野が厳密に一致するように光軸設定することが必要である。測定に当たっては、特殊な背負い型架台を作成し、測定者の両側にセンサと駆動用バッテリーがバランスよく設置されるようにした。測定者はこの架台を背負って実験区を移動しながら、スペクトルデータをくりかえし観測する。センサからのデータは架台にセットされたデータログに記録され、測定終了後 RS-232C を介してコンピュータに転送された。

以上のような分光センサによって直接得られるのは、対象作物からの入射してくる分光エネルギー強度であって、当然その値は日射強度その他の要因によって大きく変動する。したがって、センサによって得られる値を汎用的に利用するには、同じ環境条件下における標準対象についての値を基準とした分光反射率として把握することが必要となる。標準板としては、すべての波長域において反射率が均一で、かつ最も高いものが望ましい。標準白板としては従来、硫酸バリウム ( $\text{BaSO}_4$ ) の粉を塗布したアルミニウム板や、ハロンの粉を圧着した板などを使う方法が多く用いられている<sup>87)</sup>。しかし、野外での使用には標準材としての性質だけでなく、汚れにくさや経時的变化、更新性、価格などの点も考慮して標準白板を選ぶ必要がある。以上のことから、原則として本実験では標準白板として印画紙の裏面を用い、その反射率は硫酸バリウムスプレーを塗布した標準白板により検定することとした。

## 2. 4 群落のカラー写真の光学的解析に用いたドラムスキャナシステム

一般に、作物群落は葉、茎、穂などが3次元空間に配置された立体幾何学的な構造を持っている。すなわち、群落表面に限ってみても光学的観測視野内の構成は均一なものではなく、葉や葉影、茎などの混在したものである。マクロなりモートセンシングでは、群落を巨大な一枚の葉ないしは均一面とみなして、その分光反射特性が解析されることが多いが、実際にはひとつの画素 (Pixel) 内は異質かつ不均一であり、不完全植被の場合には土壌さえ含まれることになる。そのため、本研究では群落表面における光学的分布について検討するためにカラー写真を用いた。ここでは、カラー写真のデータ化に用いたドラムスキャナシステムおよびその解析のために構成したパーソナルコンピュータ画像解析システムについて述べる。システムの概要を図2.8に示した。まず、カラー写真はドラムスキャンデンシトメータ(阿部設計, 2605型)によってデジタルデータ化された。この装置では、写真等の任意の大きさの画素( $25 \sim 1000 \mu\text{m}$ )ごとに、光学的濃度が赤・緑・青 (RGB) および白・黒 (BW) の分光反射率としてとりだされ、光学的濃度は基本的に256段階の濃度として表示される。一方、面的解像度は写真が張り付けられたドラムスの軸方向および回転方向の速度によって決まる。本実験では、原則として画素の大きさを一辺  $100 \mu\text{m}$  とし、カラー写真の約  $6\text{cm} \times 10\text{cm}$  の部分についてデータ化した。

デジタルデータ化された色情報は付属の磁気テープに記録され、その後 GP-IB を介して

パーソナルコンピュータに転送された。ここで構成したパーソナルコンピュータ画像解析システムは図2.8に示したようなもので、イメージディスプレイとして通常のモニタディスプレイとグラフィックターミナル（ネクサス社，Nexus-5500）を持っており、各波長についての濃淡データを適宜レベルスライスしてシュードカラー（濃淡疑似色）画像として表示できる。使用プログラムはBASIC+マシン語にて自作したものを用いた。

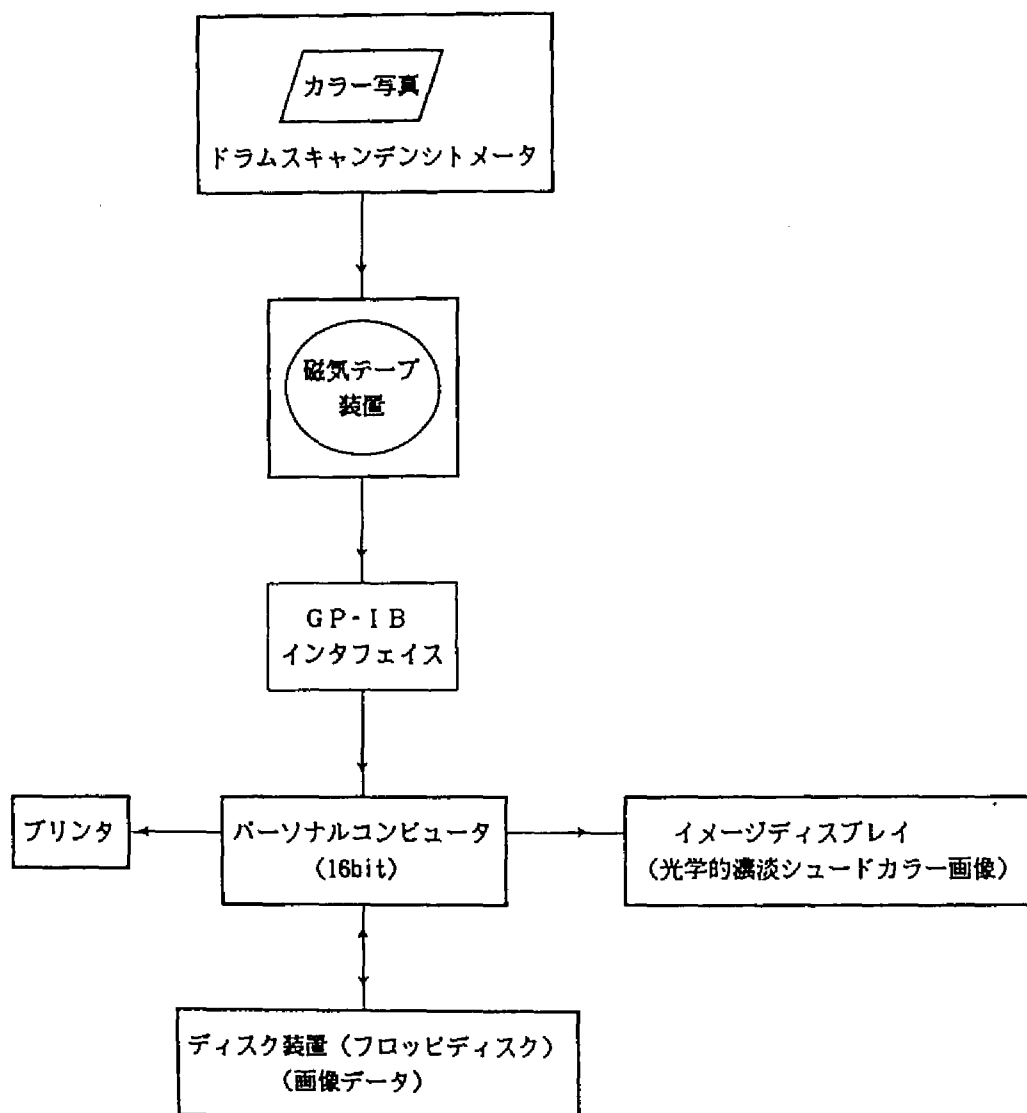


図2.8 カラー写真の波長別光学濃度を解析するためのドラムスキャナシステムおよびパーソナルコンピュータ画像解析システムの概要

## 2.5 圃場における作物-環境系の多次元センシングシステム

本研究においては、作物群落の機能状態を非接触的に推定するために必要な多変量データの同時計測を必要とする。そのため、光学的・電磁波的作物生体情報である葉群温度（個葉温度）および分光反射特性と、気温、飽差、光合成有効光量子密度（PPFD）、日射量、風速などの微気象データを、野外条件下で同時・自動計測するための多次元センシングシステムを作成し、本研究全体を通じてこのセンシングシステムを利用した。本節では、この圃場用多次元センシングシステムについて記述する。

本システムの全体的な概要を図2.9に示した。本センシングシステムによって測定される項目および使用センサは次のようであった。1) 赤外線放射温度計による葉群温度ないしは個葉温度（センサの詳細は2.1参照）、2) 分光反射特性（センサの詳細は2.3参照）、3) 乾球温度と湿球温度：通風乾湿計（Chino, RS220）、4) PPFD（400～700nm）：光量子センサ（Li-Cor, LI-190S）、5) 日射量（300～3000nm）：農試電試型日射計またはエブリ型日射計、正味放射計（0.3～10 $\mu$ m）、6) 風速：トランジスタ式微風速計（Rion, AM-03）。なお、たとえば葉温の直接測定のように（熱電対, CA $\phi$ 0.1mm）、必要に応じてその他の要因も各種センサを随時データログに結合することによって、他の要因と同時測定を行った。計測システムは小型で、野外で任意の地点に設置できる。

記録にはスキャンタイム約2秒の多点式データログ（江藤電気, Thermovac-E または, Omnidata, Polycorder-600）を用い、任意の時間間隔で自動的にデータの取り込みができるようにした。ログは32kBのメモリを持っており、測定データはすべて内蔵メモリに記録される。

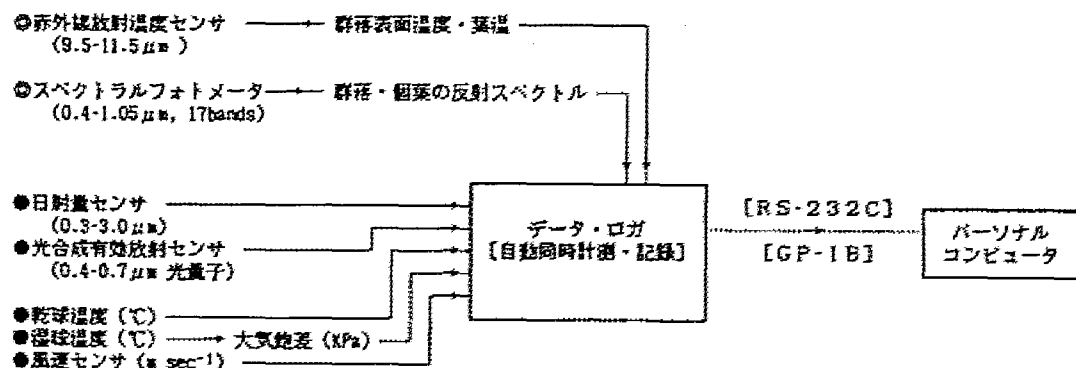


図2.9 圃場における作物-環境系の多次元センシングシステムの概要

注) ◎：電磁波的・分光学的作物生体情報

●：作物を取り囲む微気象データ



計測終了後すべてのデータはインタフェイス（RS-232CまたはGP-IB）を介してパーソナルコンピュータに転送され、ファイル化されるようにした。

## 2.6 圃場における作物の生理状態、環境条件等の実測手法

本研究はモニタリング手法の研究が中心であるため、既存の各種計測手法による作物の生理生態的特性の実測値との比較を伴う。すなわち、蒸散速度、光合成速度、水ポテンシャル、クロロフィル濃度などの実測にあたって、以下に検討するような各種の計測装置を用いた。これらは、それぞれの計測手法ごとに原理や構造が異なり、したがって各手法の誤差の出方や比較の方法を考慮することが重要であると思われる。そこで、本節ではこれらの測定手法について測定原理や構造とともに、実際行なった測定方法を記述する。

### 2.6.1 蒸散速度、気孔抵抗の測定に用いた定常ボロメータ

作物個葉の蒸散速度、気孔抵抗の実測はボロメータ法によった。本方法はvan Bavelら<sup>159)</sup>、Kanemasuら<sup>74)</sup>その他<sup>5, 112, 163)</sup>によって研究されて以来、ながらく気孔抵抗の測定に用いられてきた。しかし近年、この種の装置に対する疑問がIdsoら<sup>44)</sup>をはじめ何人かの研究者から提起されている。それらはおもに葉チェンバ内の微気象環境と外気条件との差、および外気条件下での葉温と葉チェンバ内に封入後の葉温との差、さらには乾燥空気を通風することによる気孔の急速な閉鎖の可能性などに基づいている。このような経過から、実測値側の持つ問題点も考慮する必要があるため、ここで用いた装置の構造と原理について本節で若干の考察を加えておく。

なお、葉の蒸散に対する抵抗は、厳密には気孔抵抗とクチクラ抵抗の並列和にさらに葉肉抵抗が加わったものである。しかし、クチクラ抵抗は気孔抵抗に比べて1桁以上大きく、一方、葉肉抵抗はきわめて小さいので、蒸散過程をおもに支配しているのは気孔抵抗である。以上のことから、一般に上記の抵抗を込みにしたものが気孔抵抗とよばれており<sup>24, 88)</sup>、本装置で求められるのもこのような意味の気孔抵抗である。また今後、気孔抵抗という語は原則としてこのような意味で用いる。

本研究で用いた定常ボロメータ（Li-Cor, LI-1600）は水蒸気拡散ボロメータの一種である。原理的には、葉チェンバ内の湿度をあらかじめ初期設定された外気の湿度に保つように乾燥空気を送り込み、その空気流量および葉の内外の絶対湿度から気孔抵抗と蒸散速度を求める方式である（図2.10参照）。蒸散速度と気孔抵抗は次式によって算出される。

$$T_r = K_v (e_s - e_o) / (r_{av} + r_{sv}) = K_v (e_o - e_i) F / A \quad (2.6)$$

$$r_{av} = (A/F) (e_s - e_o) / (e_o - e_i) - r_{sv} \quad (2.7)$$

ここで、 $T_r$ : 蒸散速度、 $e_s$ : 葉内の水蒸気圧、 $e_o$ : チェンバ内の水蒸気圧、 $e_i$ : 流入空気の水蒸気圧、 $K_v$ : 水蒸気圧から水蒸気濃度への変換係数、 $r_{sv}$ : 水蒸気についての気孔抵抗、

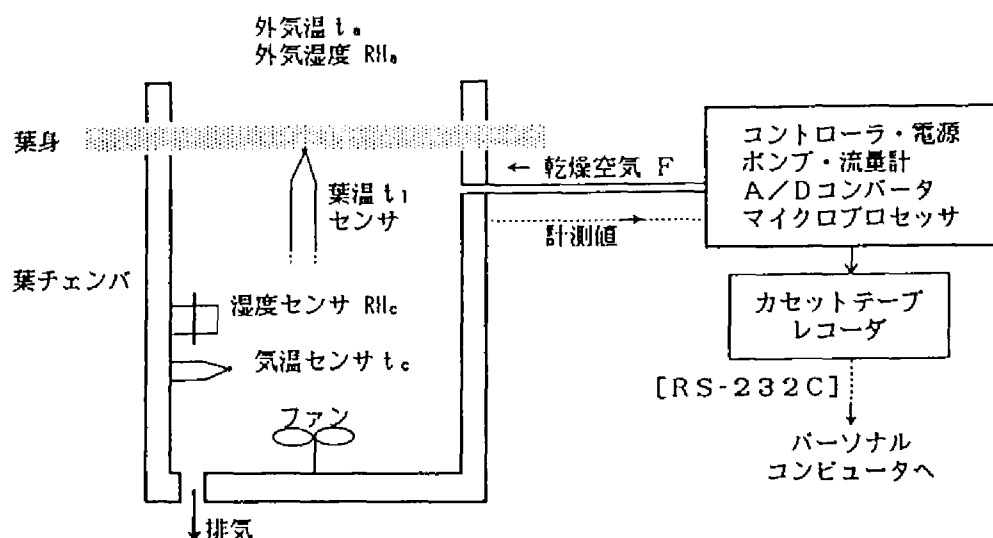


図2. 10 蒸散速度、気孔抵抗の測定に用いた定常ポロメータの構成の概略図

$r_{av}$ : 水蒸気についての境界層抵抗,  $F$ : 流入空気量,  $A$ : 測定葉面積である.

しかし、ここにはいくつかの仮定がある。まず、葉内の水蒸気は飽和状態にあると仮定し、水蒸気圧  $e_s$  として葉温  $t_1$  における飽和水蒸気圧  $e_{s1}$  の値を用いている。したがって、これから計算される測定値は葉温の測定値に強く依存している。この装置では、葉温は微細な熱電対 (CC, 直径 0.051mm) を葉の裏面に接触させることによって実測され、葉チェンバ内の相対湿度と気温も実測される。また、流入空気量  $F$  はマスフローメータによって測定される。一方、境界層抵抗  $r_{av}$  は葉チェンバ内の空気が攪拌されているので、非常に小さくかつ一定性の高い値 ( $15 \text{ sec m}^{-1}$ ) と仮定されている。以上のように、この方法ではチェンバ内の気温、葉温、空気湿度、空気流量が高精度で測定されることが必要なだけでなく、これらの値が、外気条件での諸値とは必ずしも等しくない点に注意を要する。実際、チェンバ内の空気湿度は初期値に保たれず、外気のそれよりもかなり低いことが多い。したがって、特に蒸散速度については外気条件でのそれよりもかなり大きく見積られる可能性がある。

これらのことから、厳密には本装置によって測定される葉チェンバ内の気温、飽差、葉温は、封入直前の外気条件下のそれらとは異なったものであるとみなした方がよいと思われる。そして、封入によって起こる微気象の変化に対する気孔の反応の時定数が測定に要する時間 (20～40秒) 以上であることがもし保証されるならば、気孔抵抗は封入前の外気条件下における値として妥当なものと考えられる。ただし、チェンバ封入後の葉温、飽差なども外気のそれとかなり高い相関を維持しながら変化することは明らかなので、式(2.1)によって求められる蒸散速度も外気条件下の蒸散速度と平行的な関係にあると考えられる。

本装置は携帯用で測定面積  $A$  が  $2\text{cm}^2$  と小さいが、1点につき 20～40秒で測定ができるので、繰り返し多くの測定ができる。群落の葉群のもつ平均的な値は葉位、葉身内の位置や、表裏の別などによって影響されるため、実際の計測にあたっては測定要因間の同時性を保てる範囲内でできるだけ反復数を多くとるようにし、遠隔的に測定される対象視野内の葉群から代表的な点を少なくとも5点以上とり、その平均値を用いるようにした。

## 2. 6. 2 光合成速度の測定に用いた2種類の携帯型光合成蒸散測定装置

圃場における作物個葉の光合成速度に関する測定には、携帯型の光合成蒸散測定装置2機種を用いた。両装置はともに小型の赤外線  $\text{CO}_2$  分析器によって葉チェンバ内の二酸化炭素濃度濃度の変化を測定するものであるが、測定系の構造と原理は基本的に異なる。以下に実際にを行った測定手法に即して両装置の構造と原理について記述する。

### a. 開放型の携帯型光合成蒸散速度測定装置

本実験で用いた光合成蒸散測定装置（ADC社製）は小型の葉チェンバ、 $\text{CO}_2$  分析器、空気供給器、および記録計の各ユニットから構成されている（図2.11）。原理的には、外気→葉チェンバ→ $\text{CO}_2$  分析器→外気の流れを作り、出入り口の  $\text{CO}_2$  濃度を測る開放系方式の測定装置である。実測されるのは、葉チェンバ内の相対湿度、気温、チェンバの出入口の  $\text{CO}_2$  濃度、および光合成有効放射であり葉温は実測されない。これらの実測値と葉面積、空気流量、外気圧、境界層抵抗、湿度補正係数から、気孔抵抗、みかけの光合成速度、蒸散速度、葉温、気孔下の  $\text{CO}_2$  濃度が算出される。算出過程の概略は下式のようなのである。なお、チェンバには湿度ゼロの乾燥空気が導入される。

$$T_r = (e_o / (P - e_o)) F \quad (2.8)$$

$$t_i = t_o + (0.175 \text{PAR} - \lambda T_r) / (0.93 M_a \cdot C_p / r_{av} + 4\sigma(t_o + 273)) \quad (2.9)$$

$$r_{av} = (e_i / e_o - 1) F - r_{av} \quad (2.10)$$

$$P_n = (C_i - (P \cdot C_o / (P - e_o))) F \quad (2.11)$$

ここで、 $T_r$ : 蒸散速度、 $e_o$ : 葉チェンバ内の水蒸気圧、 $e_i$ : 葉の飽和水蒸気圧、 $P$ : 大気圧、 $F$ : 流入空気量、 $t_i$ : 葉温、 $t_o$ : 葉チェンバ内気温、 $\text{PAR}$ : 光合成有効放射、 $\lambda$ : 水の気化潜熱、 $M_a$ : 空気の分子量、 $C_p$ : 空気の定圧比熱、 $r_{av}$ : 境界層抵抗、 $\sigma$ : Stefan-Boltzmann定数、 $r_s$ : 気孔抵抗、 $P_n$ : 光合成速度、 $C_i$ : 流入空気の  $\text{CO}_2$  濃度、 $C_o$ : 葉チェンバ内の  $\text{CO}_2$  濃度である。

ここでは計算過程の概略を示したが、実際には変数、定数ともそれぞれ温度、気圧、湿度などの補正式によって表わされており、また、複雑な計算には近似式も用いられている。また、この装置は湿度センサが1個しかないために、まずシリカゲルによって水分を完全に失った空気を葉チェンバ内に送り、蒸散によって上昇した湿度のみを測定して蒸散速度を求める方法をとっており、数式もそれを前提にしている。しかし、後述するように解析上若干の問題点があ

り、必ずしも絶対値測定法として使えないため、実測値のみを用いて独自に計算する方法を取った。

測定手順としては、1) 葉をチェンバ内に入れて後、微気象の変化に対する気孔の反応が起こる前に測定を終える、2) 気孔が反応して、チェンバ内の雰囲気気条件との間に一定の平衡状態が成立するのを待ってから測定する、という2種類の方法がある。2)の方法では、平衡状態に達するまでの時間がかかること、チェンバ内に乾燥空気を導入しているためかなり特殊な雰囲気気条件での値を測定することになる、という2つの理由で本研究では1)の方法を用いた。この装置では、測定系内の最初の換気がおわって安定するまでの時間は15秒程度と短い。一方、気孔反応の時定数は5~10分程度、完全に平衡状態に移行するには30分程度<sup>36)</sup>かかることとされているので、系内が安定し終わった時点では気孔自身の状態はほぼチェンバ封入前の状態が保持されているとみなせる。ただし、チェンバ内の $\text{CO}_2$ 濃度、水蒸気濃度および光条件は直ちに变化していると考えられ、葉温もこの間に变化を終えているとみなしてよい。実際、チェンバ封入後最初の15秒ほどで測定値は安定し、少なくともその後2~3分間は変化が認められなかった。したがって、厳密にいうと1)の測定法では、封入直前の状態を保ったままの気孔について、チェンバ内の新しい $\text{CO}_2$ 濃度、水蒸気濃度および光条件下での蒸散速度や

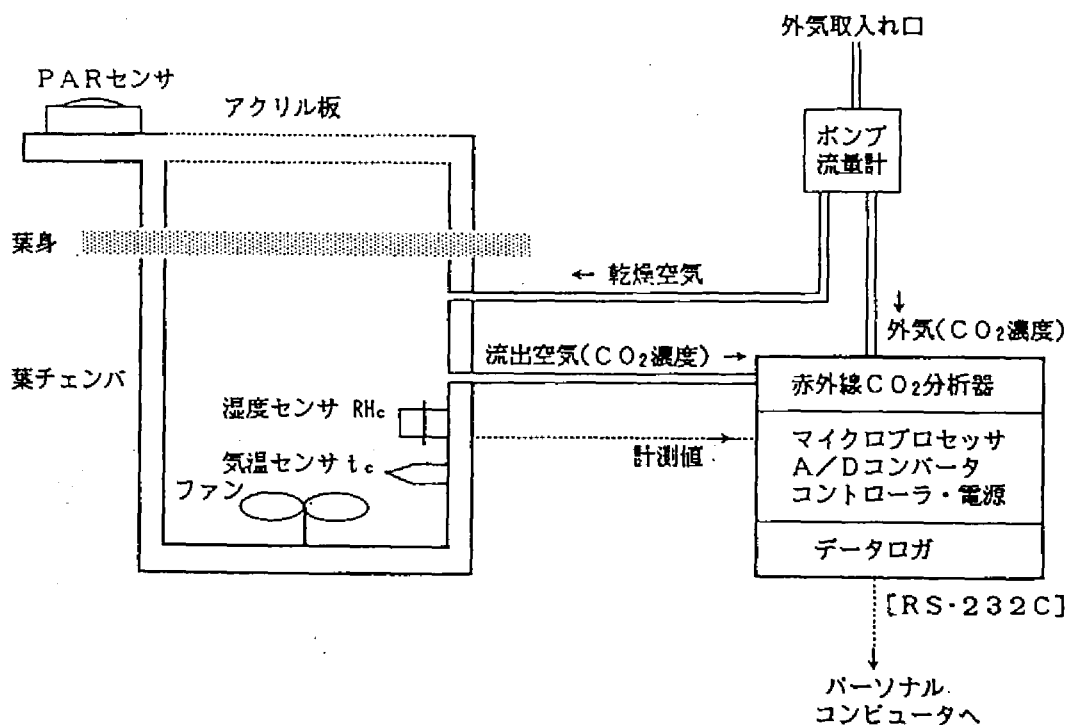


図2. 11 実験に用いた開放型の携帯用光合成蒸散測定装置の構成の概略図

光合成速度を求めていることになる。すなわち、この装置と方法では気孔抵抗のみが外気条件での値であり、蒸散速度、光合成速度等の値はチェンバ内の雰囲気条件でのものである。この装置では、チェンバ内に湿度ゼロの乾燥空気を導入することを前提としているため、チェンバ内の水蒸気濃度は外気のそれよりもかなり低くなり、外気条件下での値よりも蒸散速度は大きくなると推察される。また、測定される個葉の光合成や蒸散の程度そのものによってもチェンバ内の $\text{CO}_2$ 濃度、水蒸気濃度が異なってくるため、これに伴って蒸散速度、光合成速度とも影響されることになる。したがって、本装置と原理では、測定値間の厳密な意味での比較は困難であり、同一の雰囲気条件における各葉の蒸散速度、光合成速度は、ここで得られる気孔抵抗と、別に得られる外気湿度、気温、 $\text{CO}_2$ 濃度などを用いて算出されるべきであり、測定値間の厳密な比較はこのような値を用いて行うべきである。

以上のことから、本研究でこの装置を用いる場合は、測定値間の比較には使わず、蒸散速度と光合成速度の相互関係を検討することを目的として同一の気孔について同時に得られる1組のデータセットを繰り返し測定し、解析に用いた。また、この目的のためチェンバ内の雰囲気条件に変異をできるだけ大きくするために、流入空気として乾燥空気だけでなく多湿（外気）空気もあわせて用いた。なお、外気が多湿空気を用いる場合には、葉チェンバ内の水蒸気濃度は蒸散のために外気のそれよりも高くなり、やはり外気条件とは異なってくることは乾燥空気を導入する場合と同様である。なお、この場合にはあらかじめ葉を入れないブランクの状態では流入外気の水蒸気濃度を求め、葉を入れた場合の値とブランクの値の差をもって実際の蒸散速度とみなした。本実験で使用した葉チェンバは測定面積が $6.25\text{cm}^2$ 、室内空気が葉の表裏両面に循環する方式のもので、蒸散速度、光合成速度とも葉の両面についての合計値が得られる。また、値は30～40秒で安定するので、短時間に繰り返し多くの測定ができる。

#### b. 閉鎖型の小型光合成蒸散速度測定装置

本研究に用いたもう一種類の携帯型光合成蒸散測定装置（Li-Cor, LI-6200）はアクリルの葉チェンバと $\text{CO}_2$ 分析器とポンプおよび記録計が一体となった2つのユニットから構成されている（図2.12）。葉チェンバ内～ $\text{CO}_2$ 分析器の系は閉鎖系で、チェンバ内に葉身を挟んだ後の系内の $\text{CO}_2$ 濃度の減少速度から光合成速度が求められる。一方、同様にして系内の湿度の増加速度から気孔抵抗が求められる。実測されるのは、系内の $\text{CO}_2$ 濃度、葉チェンバ内の相対湿度、気温、葉温（熱電対）で、葉面積、空気流量、外気圧、境界層抵抗、湿度補正係数を与えることによって、気孔抵抗、みかけの光合成速度、蒸散速度、気孔下の $\text{CO}_2$ 濃度などが算出される。

測定手順は基本的にはa.で述べた開放型の装置と同様であるが、本装置では葉をチェンバ内に入れてのち系内の $\text{CO}_2$ 濃度が変化率を計算するのに十分なだけ（数ppm）変化すると自動的に測定が終るようになっている。したがって、1回の測定に要する時間は測定葉の光合成

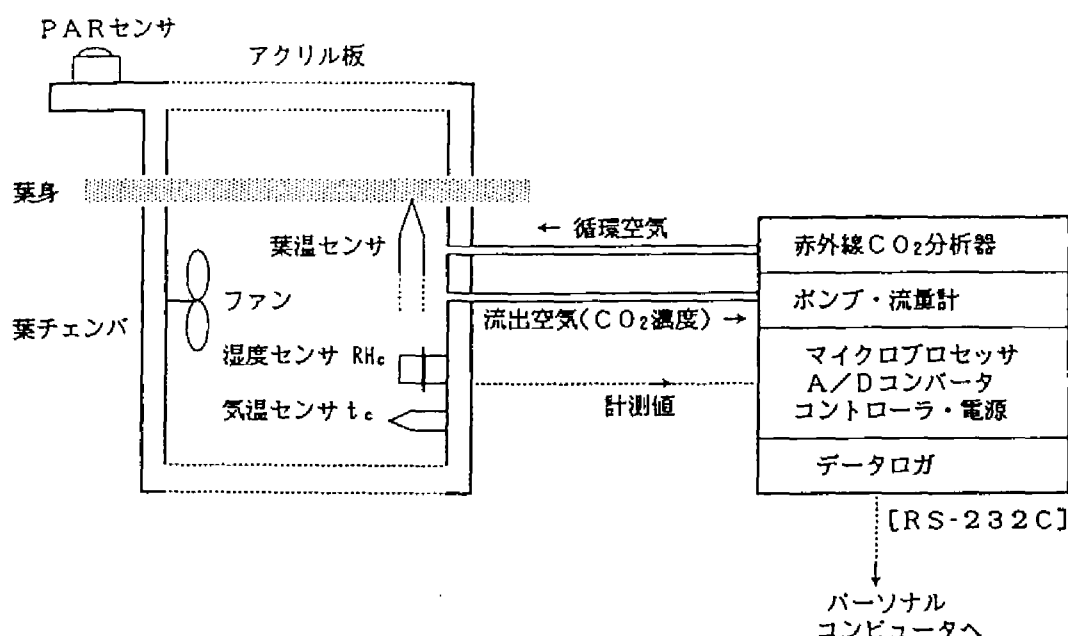


図2. 12 実験に用いた閉鎖型の携帯用光合成蒸散測定装置の構成の概略図

速度によって数秒～数十秒と異なるが、いずれにしても、a.の場合と同様、気孔の反応が起こる前に測定を終えているものと思われる。この装置では開放型の装置と異なり、乾燥空気を送り込まないため、測定系内の湿度、気温などは外気の初期条件と比較的近い状態に保たれる。この点は本装置の一つの利点である。葉チェンバの測定面積は  $16\text{cm}^2$  で、室内空気が葉の表裏両面に循環する方式は a. の装置と同様で葉の両面についての光合成速度の値が得られる。測定面積が大きいため、葉の部位による差の影響は少ないと思われるが、葉の湾曲などによって実際の測定葉面積に誤差を生じやすい。なお、容量 32 kB のデータログを備えているので、約 100 回の連続測定が可能であった。測定データの解析にあたっては a. の装置の場合と同様、光合成速度、チェンバ内湿度、気温、葉温の実測値のみを用いた。

### 2. 6. 3 深度別土壌含水率の測定に用いた中性子水分計

土壌の水分状態を経時的に測定することは、一般にきわめて困難である。殊に土壌採取法によって土壌深度別に水分状態を把握することは、多労であるだけでなく周辺土壌に対する攪乱も大きいと考えられる。一方、テンシオメータ法は測定範囲が  $\text{pF } 0.1 \sim 2.7$  と多水分側に限られており、測定深度の点でも使用範囲が狭い。これらのことから、土壌の水分状態の測定方法については間接的な方法として、電気抵抗法、TDR法<sup>148)</sup>などの電気的な方法や、中性子法などが開発されている。本実験では層別、経時的測定の可能な中性子法を用いた。本実験

で用いた中性子土壌水分計 (Troxler, Model-3330) の概要を図 2.13 に示した。中性子プローブ内の放射線源ベリリウムから発せられた高速中性子 ( $9600 \text{ km sec}^{-1}$ ) は、土壌中の水の原子核に衝突してエネルギーを失い低速中性子 (熱中性子,  $2.7 \text{ km sec}^{-1}$ ) となる。プローブ内の検出器はこの低速中性子のみの密度をカウントするようになっており、周辺土壌が乾燥している場合には密度が低く、湿っている時には密度が高くなる。すなわち、本装置はこの低速中性子の密度が周辺土壌の含水率と高い相関関係にあることを利用して、土壌の含水率を間接的に測定するものである。測定される土壌領域は、検出器を中心とする半径 15~20cm の範囲である。本実験では処理区内の数地点に、直径約 5cm のアルミニウムパイプを深さ約 2m まで打込んで測定用アクセスチューブとした。したがって、同一地点の 0~180 cm の範囲の深度別

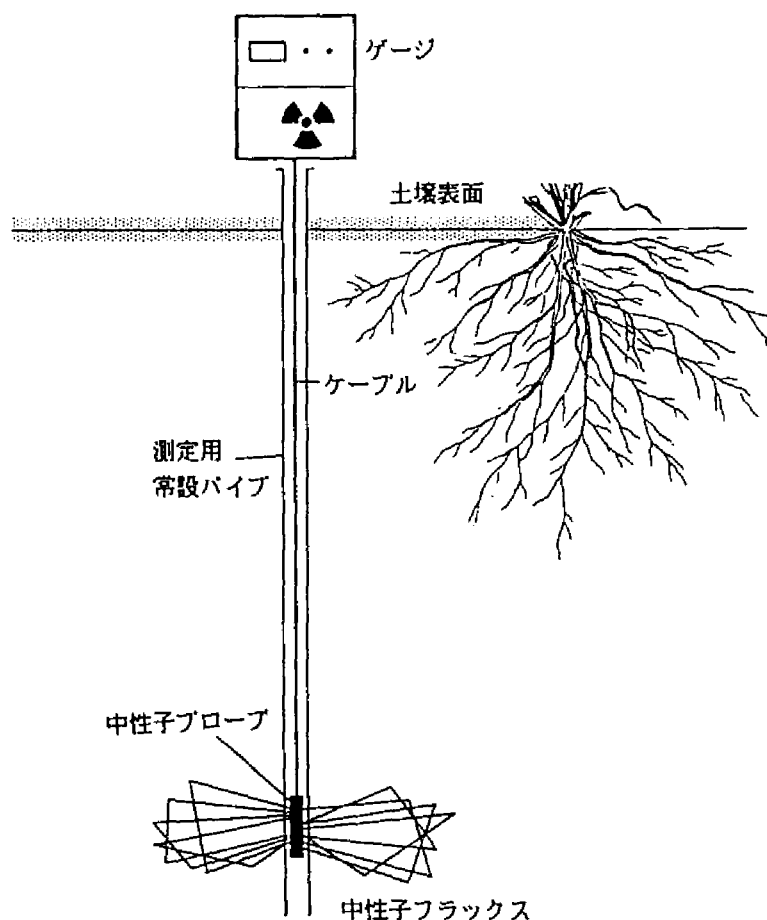


図 2.13 土壌含水率の測定に用いた中性子土壌水分計の概略図

土壌含水率を任意の時間間隔で経時的に測定することが可能であった。なお、土壌の種類によって応答直線が異なるため、キャリブレーションが必要である。本実験に先立って使用圃場において採土法にてキャリブレーションが行われた<sup>115)</sup>。

#### 2. 6. 4 葉身クロロフィル濃度の測定に用いた葉緑素計

クロロフィル濃度の実測には葉緑素計 (Minolta, SPAD-501) を用いた。この装置は特定波長の葉身透過率がクロロフィル濃度と密接に関係していることを利用して、クロロフィル濃度を推定するものである。クロロフィルは赤領域に吸収のピークがあり、一方、赤外域はほとんど吸収がない<sup>77)</sup>。一般に葉緑素計として使われている装置は、このような分光吸収特性を利用したものであり、いろいろな作物について、化学分析によって求めたクロロフィル濃度と吸光度の相関が調べられた結果、波長約 670nm と赤外域の吸光度の差とクロロフィル濃度の間に  $r = 0.815^{**} \sim 0.984^{**}$  の高い直線的な関係のあることが確認されている<sup>162)</sup>。本研究では、この装置によって群落表層に分布する葉身のクロロフィル濃度を推定するため、ひとつの視野につき数十～数百点を反復測定し、その分布と平均値を求めた。



### 第3章 野外条件下における作物 群落の熱画像解析

#### 3.1 野外条件下における作物群落の表面葉温の分布

本節では、葉群ないしは個葉温度を生体情報として利用するための基礎として、圃場における作物群落の葉温分布について検討した。圃場群落を対象として熱画像を撮影した例は、NASA（米国航空宇宙局）による航空機からのマクロな観測例<sup>91)</sup>があるが、群落表面温度の分布等についての検討はなされていない。作物群落の表層は3次元の立体構造で、しかも普通、葉身、葉鞘、茎などの集合体からなっている。したがって、群落表面の温度もモザイク状に分布していると考えられる。本研究では、群落からの生体情報をとる一つの方法として赤外線放射温度計を利用するが、これによって得られる測定値は普通、視野内の放射エネルギーの合計値に対応する一つの温度のみで、その視野の中がどういふ温度の集合体から構成されているかについての情報は全く得られない。したがって、まず群落表面の温度の分布や範囲などについての検討が必要であると考え、2次元の熱画像データが得られるサーモグラフィ装置を用いてこれらを検討した<sup>48)</sup>。また、放射温度計を用いて測定する場合、Stefan-Boltzmannの放射則に基づく測定原理より葉群の放射率を知ることが必要であるが、直接これを測る方法はない。そこで、これに近いものとして個葉葉身の放射率を調べ、葉群の放射率を推定した。

##### 3.1.1 材料と方法

測定対象として、オオムギ、コムギ、トウモロコシ およびダイズの 圃場群落を用いた。各作物群落とも発育ステージは栄養生長中期～出穂期で、正常に生育し草冠はよく発達していた。熱画像はサーモグラフィ装置（日本電子製 JTG3200）によって撮像した。計測・解析システムの詳細は第2章第2節に述べた。トウモロコシのように被写体群落の草丈が高い場合には、カメラ部分を三脚ごとフォークリフトにのせて撮像した。フォークリフトの使用によって視点を約5mの高さまであげることが可能であった。測定方位は南東～南西、俯角は8～45°の範囲にとった。測定視野角として横25°×縦23°およびその2倍と5倍のズームアップも使用した。装置の本体はデータメモリ容量として240 line×512 pixel×256段階を4画面持っているが、今回は熱画像データをすべて一旦ビデオテープ（アナログデータ）に収録し、あとでデジタル処理する方法をとった。測定はすべて晴天日の日中に行った。

葉面の放射率の測定は、切取った葉身の半分に放射率既知0.96の黒体塗料（アサヒペン黒艶消し20μmスプレー）を塗布したものをサーモグラフィで観測し、両者の比較から放射率を計算する簡便法によって求めた。

##### 3.1.2 結果と考察

###### a. 葉と葉群の放射率および環境放射

サーモグラフィ装置による葉面放射率の測定結果より、コムギで 0.96 以上、トウモロコシで 0.93 から 0.96 以上、ダイズで 0.95、ヒマワリで 0.92 という値が得られた(表 3.1)。ここで 0.96 以上と表示しているのは、比較に使っている黒体塗料の放射率が 0.96 であったので、それ以上は計測できなかったことによる。一方、淹

内<sup>140)</sup>の計測例では、測定方法は異なるがタバコで 0.99、カンショで 0.95、イチゴで 0.98 という高い値が得られている。また、多くの植物で個葉の放射率は 0.95 以上であることが報告されており、このうちほとんどの植物は 0.97~0.98 の放射率を持つとされている<sup>6,21,25,40)</sup>。これらのことから、一般的に 10  $\mu\text{m}$  付近の波長における個葉の放射率は 0.95~0.98 程度であるとみなせる。

つぎに周囲環境からの反射の影響との関連について検討する。一般に、センサに到達する放射エネルギー  $R$  は、

$$R = \varepsilon \sigma t^4 + (1 - \varepsilon) B \quad (3.1)$$

と表わされる。ここで、 $\varepsilon$  : 放射率、 $t$  : 周囲物体の温度、 $B$  : 周囲環境からの反射エネルギー。したがって、もし真の  $\varepsilon$  が 1 であれば  $R$  に対する  $B$  の影響は考慮しなくてよい。しかし、もし真の  $\varepsilon$  が 1 より小さいのに  $B$  を無視すると物体の温度は過大評価され、逆に  $\varepsilon = 1$  と仮定すると物体の温度は過小評価されることになる。Perrier<sup>108)</sup>によると、 $\varepsilon = 1$  と仮定して計算される見かけの温度と物体の真の温度との差に対する放射率の影響は次式で表わされる。

$$(t_t - t) / t = 1 - [\varepsilon + (1 - \varepsilon) B / \sigma t^4]^{1/4} \quad (3.2)$$

ここで、 $t_t$  : 物体の真の絶対温度 ( $^{\circ}\text{K}$ )、 $t$  :  $\varepsilon = 1$  と仮定して  $R = \sigma t^4$  によって計算される物体の見かけの絶対温度 ( $^{\circ}\text{K}$ )。この式において、最大の誤差は環境反射  $B = 0$  とおいて

$$t_t - t = t (1 - \varepsilon^{1/4}) \quad (3.3)$$

で得られる。 $t = 0^{\circ}\text{C}$ 、 $30^{\circ}\text{C}$ 、 $60^{\circ}\text{C}$  における最大誤差と設定放射率との関係を 図 3.1 に示した。しかし、実際には  $B$  はゼロではないので、誤差は常に図よりも小さくなる。一方、検出器の応答特性から、測定波長の幅が狭くなるほど誤差が小さくなることが示されている<sup>137)</sup>。したがって、用いた赤外線センサの波長域は 8~14  $\mu\text{m}$  と極めて狭いため、実際の誤差はさらに小さくなる。また、葉群は入りくんだ立体構造をしていることから、群落表面の放射率は個葉のそれよりも大きい値をもつことが推定される。

表 3. 1 波長域 8~13  $\mu\text{m}$  における個葉の平均放射率

| Crops                                         | $\varepsilon$ |
|-----------------------------------------------|---------------|
| Wheat                                         | 0.96 <        |
| Maize                                         | 0.93~0.96 <   |
| Sunflower                                     | 0.92          |
| Soybean                                       | 0.95          |
| Takiuchi et al. (1977). (9~12 $\mu\text{m}$ ) |               |
| Tobacco                                       | 0.99          |
| Strawberry                                    | 0.98          |
| Sweet potato                                  | 0.95          |

以上の個葉についての放射率の検討ならび誤差論より、作物葉群の放射率もほぼ1に近いと推定した。したがって本研究においては、温度分布を問題にする場合には相対値で十分と考えられるので放射率を1.0として計算し、それ以外の場合はすべて放射率を0.98に設定した。

#### b. 作物群落の表面葉温の分布

以下に、群落表面の葉群の温度分布の検討について検討する。

図3.2にコムギ（農林61号）の穂ばらみ期の群落について、普通のカラー写真、それに対応する熱画像および温度分布のヒストグラムを示した。写真は全温度範囲を22段階に分けてカラー表示したものである。背景にみえているのはコンクリートの建築物である。実際には葉色や草高からみてかなり均一な群落にみえたが、図のように広い視野で熱画像を見ると、場所別にかかなりのムラがあることがわかる。そこでA、B、C、の3箇所について別々にヒストグラムをとってみると、全体としては約3℃の巾におさまっているものの、A、B、Cはそれぞれ3つの山に別れていることがわかる。このように一枚の圃場内でも温度差が検出されるわけで、この差が作物のどういう理生学的特性と関連しているかを究明していくことが今後の仕事の中心となる。図3.3は、同じコムギ群落の同一視野の一部を拡大して観察したものである。縦横約1mの範囲が写っており（中央部分の1画素は実視野で一辺約2mmに相当）、いくつかの葉身が明るい縦に細長い部分として見えている。画面はかなり均一でヒストグラムもきれいな左右対称の分布となった。

そこで、これにガウス分布のあてはめを試みた結果、図中の式のように相関係数で0.999と非常によく合致した。式からそれぞれ頂点の頻度21.6%、平均値18.59℃、標準偏差0.655℃が読み取れる。また、群落の一番表層にある直射光のあたっている葉身の温度がやはり高く、蔭の部分やチラチラみえている少し深いところが低い、全体としては約3℃の温度範囲でガウス分布に従っていることがわかる。図3.4にトウモロコシ群落の熱画像を示した。縦横約3mの範囲が写っており（1画素は一辺約6mm）、何枚かの葉身が斜めに交差しているのが見

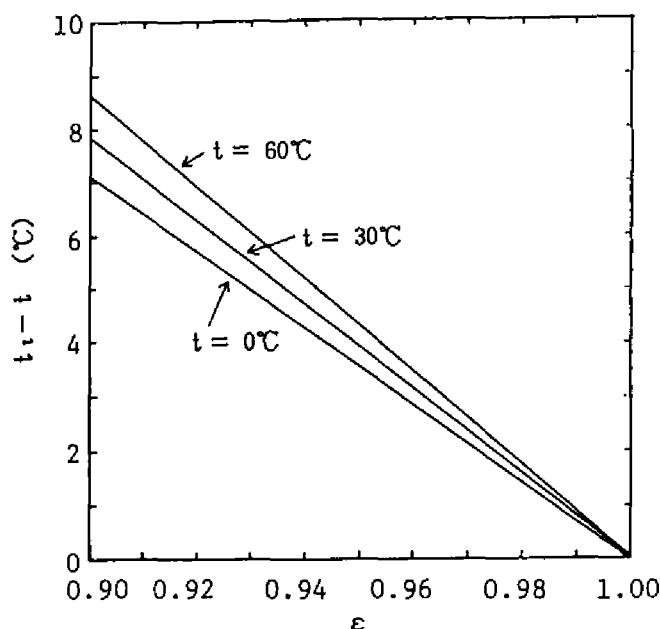


図3.1 真温度と見かけ温度の最大誤差の放射率依存性  
注)  $t_t$ : 真の温度,  $t_a$ : 見かけの温度,  $\epsilon$ : 放射率。



図3. 2-a)

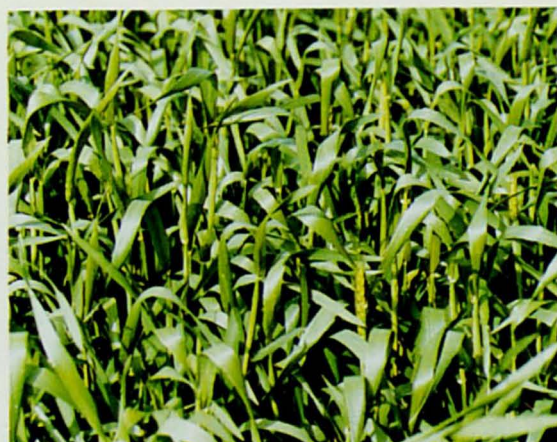


図3. 3-a)

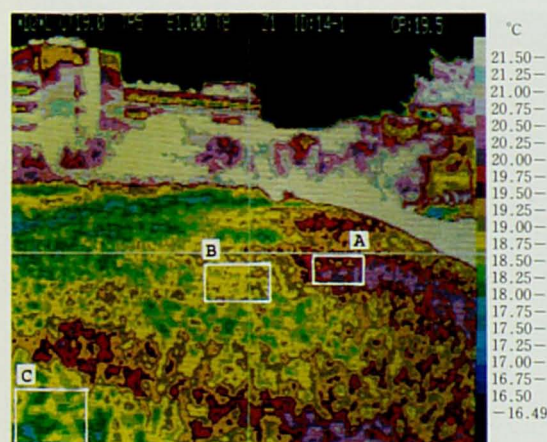


図3. 2-b)

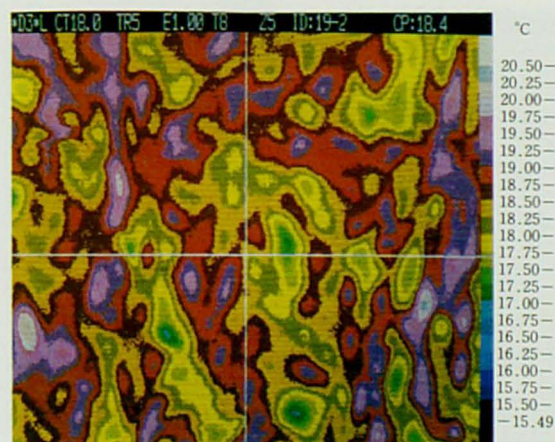


図3. 3-b)

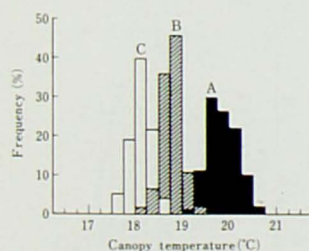


図3. 2-c)

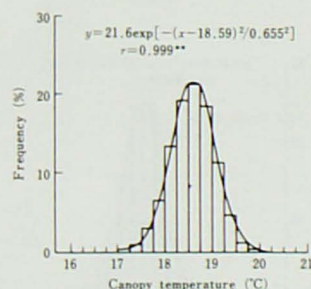


図3. 3-c)

図3. 2 コムギ群落(農林61号)の  
a) 自然色写真, b) 熱画像写真,  
および c) 温度分布

図3. 3 図3. 2のコムギ群落の近接画像  
についてのa) 自然色写真, b) 熱画像写  
真, および c) 温度分布  
注) \*\*: 1%レベルで有意





図3.4-a)

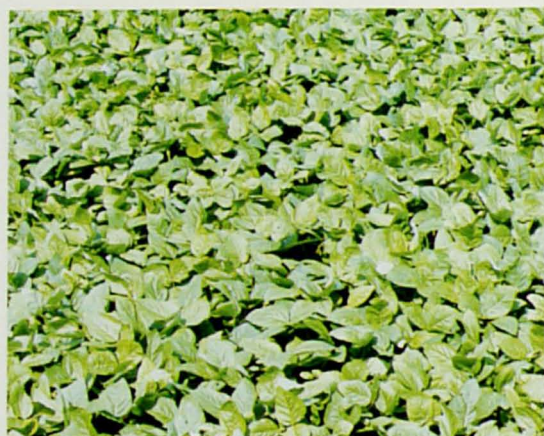


図3.5-a)

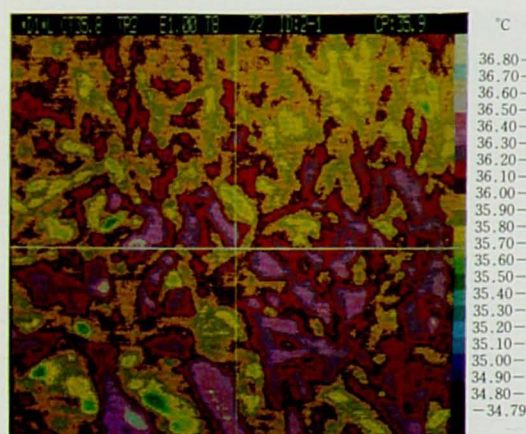


図3.4-b)

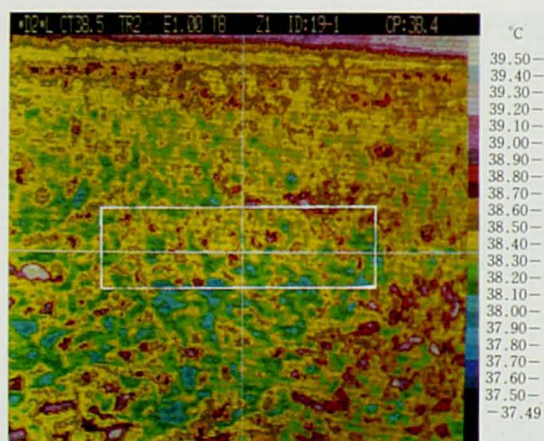


図3.5-b)

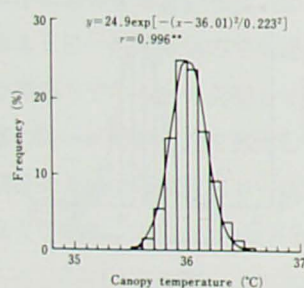


図3.4-c)

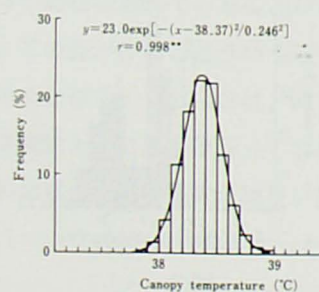


図3.5-c)

図3.4 トウモロコシ群落(TX120)の  
a) 自然色写真, b) 熱画像写真, および  
c) 温度分布

図3.5 ダイズ群落(クロセンゴク)の  
a) 自然色写真, b) 熱画像写真,  
および c) 温度分布





図3. 6-a)



図3. 7-a)

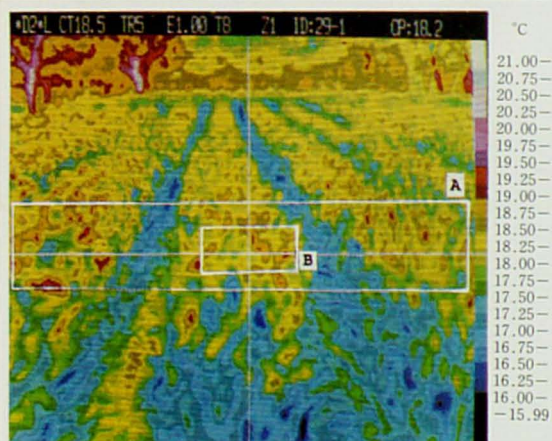


図3. 6-b)

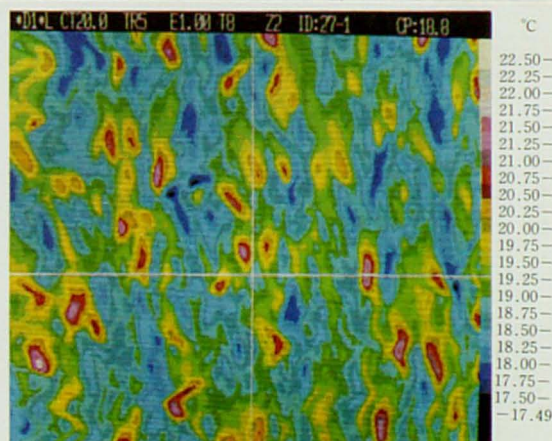


図3. 7-b)

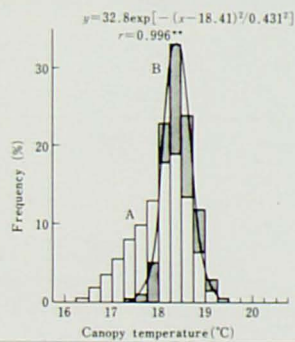


図3. 6-c)

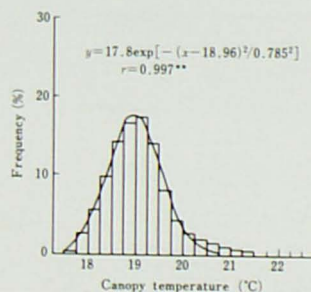


図3. 7-c)

図3. 6 条播されたオオムギ群落(カシマムギ)の a) 自然色写真, b) 熱画像写真, および c) 温度分布

図3. 7 出穂期のオオムギ群落(関取1号)の a) 自然色写真, c) 熱画像写真, および c) 温度分布

える。これは気温が約 34℃と高温の時に撮ったものであるが、回帰式から得た標準偏差は 0.223℃、温度範囲が 1℃と小さく均一なガウス分布をしていることがわかる。つぎにダイズ群落についての画像を図 3.5 に示した。横約 8m 程度の視野（1 画素は一辺約 15mm）で後方には防風林の一部が写っている。白線で囲んだ部分をとるとやはり標準偏差が 0.246℃、温度範囲が約 1℃となり、トウモロコシと同様な分布特性を持っていることがわかった。以上のことから本実験の条件範囲では作物群落の葉群温度は、標準偏差で 0.2℃から 0.8℃、温度範囲で 1℃から 3℃程度と極めて均一なガウス分布をとることが明らかとなった。

つぎに視野のとり方についてみるために、極端な場合として、条播されたオオムギ（カシムギ）の群落をわざと条に平行な方向から撮った（図 3.6）。後方には防風林の樹幹が明るく見えている。条間は 60cm で条間のかかなり地表面に近いところまで写っている。白枠 A のように視野をとると（1 画素は一辺約 2mm）、図中の白いゆがんだ分布になり温度範囲も約 3℃であるが、B のようなとり方をすると図中の黒いヒストグラムのように温度範囲で約 1.5℃、標準偏差で 0.431℃と均一なガウス分布となる。したがって、視野を比較的均一な部位からスポット的にとれば視野内の温度分布についての問題はあまりないと考えられた。

最後に穂のようなやや異質なものがまじっている群落の場合をみるためにドリル播きしたオオムギ（関取 1 号）の出穂期の熱画像を図 3.7 に示した（1 画素は一辺約 4mm）。明るく点在して見えるのが出穂直後の穂である。分布をみるときれいなガウス分布からは少しずれており、約 20℃以上の高いところの歪みは穂の温度が高いことによる。この結果は放射温度計による測定値が穂をもつ群落のぼうが約 2℃高かったとする計測例<sup>32)</sup>を裏付けるものである。穂ぞろいが済んで穂の部分が増えたとこの部分がさらにふくらんで分布のパターンが変化してくるものと推定される。本装置では穂、茎、葉の各温度の同時計測などができるため、今後、穂の温度が高いことの生理的意味の解析等も可能になろう。

つぎに、群落を観測するときの俯角が温度範囲に及ぼす影響を表 3.2 に示した。俯角が大きいくほど群落の深いところが見えやすくなるので、当然温度範囲は広がる傾向がみられるが、俯角 30°の場合でも温度の分布幅が 3.5℃程度であることからみて、俯角を 10°から 20°程度にとり、視野のなかに地面がはいらないようにすれば葉群温度の平均値および分布は大きく影響をうけないものと推定した。

以上、群落表面の温度分布について検討した結果を総括すると、10μm 付近の測定波長域における葉群の放射率はほぼ 1 とみなせること、葉群の温度

表 3. 2 サーモグラフィによる観測の俯角が測定温度の変異幅に及ぼす影響

| Angle<br>(degree) | Zoom |      |      |
|-------------------|------|------|------|
|                   | X 1  | X 2  | X 5  |
| 5                 | 1.25 | 1.75 | 1.25 |
| 16                | 2.25 | 3.00 | 2.50 |
| 30                | 3.50 | 3.75 | 3.50 |

の分布範囲は気温や葉温の日変化などに比べて予想外に小さく、たいてい2℃前後またはそれ以下であること、均一な群落の温度分布の確率密度関数はガウス分布でよく近似でき標準偏差も非常に小さいこと、さらに、俯角など視野の取り方による群落表面温度の変化もあまり問題にしないでよいことが明らかになった。以上のように作物群落の表面温度の分布特性が明らかになり、作物生体の生理的状態の変化を把握するための情報として、放射温度センサによる群落表面温度（または葉温）を利用するための基礎知見が得られた。

### 3.2 不完全な植被を持つ圃場表面の温度分布

前節で検討したように、地上では分光センサあるいは放射温度センサによって、圃場から作物生体だけについての情報を測定することが可能である。しかし、上空あるいは宇宙から圃場に存在する作物生体のみの情報を抽出することは、現状では極めて困難である。特に、不完全な植被の場合には、観測視野の中に常に土壌がはいり、観測値は作物の植被率によって大きく影響される。これに関して、Jacksonら<sup>60)</sup>とHeilmanら<sup>34)</sup>は、圃場の平均温度（混合温度）から作物温度のみを算出するモデルを提出している。しかし、これらのモデルは適用範囲や精度の他、さらに他に多くの補足データの測定を必要とするなどの問題点が残されている。観測された混合温度から、作物生体のみの温度を推定する方法はなお今後の課題である。

本節では、この問題を考えるための基礎として、不完全な植被を持つ圃場における作物温度および圃場の混合温度の関係についてその実態を調べた。また、混合温度を決定する構成成分である作物、日射を受けた土壌、および日陰の土壌のそれぞれの面積比率について調べるとともに、若干の考察を加えた<sup>63)</sup>。

#### 3.2.1 材料と方法

実験はアリゾナ大学付属農場（Phoenix, U.S.A.）のワタ圃場で行われた。測定対象のワタは南北畦で栽培され、発育ステージは栄養生長中期、草丈約40cm、植被率は約25%であった。測定には携帯用放射温度センサ（Everest, Model-100, 第2章第1節に詳述）をデータログにつないで用いた。図3.8に示したような測定手順で、圃場の直径約30mの範囲からそれぞれ混合温度を100回×2人=200反復、作物のみを50回×2人=100反復測定した。また、東西南北方向に斜め上からも、群落を見下ろすようにして100反復測定した。以上の測定を2地点で、ほぼ1時間毎に行った。

一方、作物、日射を受けた土壌、および日陰の土壌の面積占有率の測定には、地上約3mの高さに設置したカメラで、鉛直方向から撮影した写真を用いた。反復数は一点につき約10とした。面積占有率は、写真にメッシュをかけ、各成分の比率を求める方法によった。



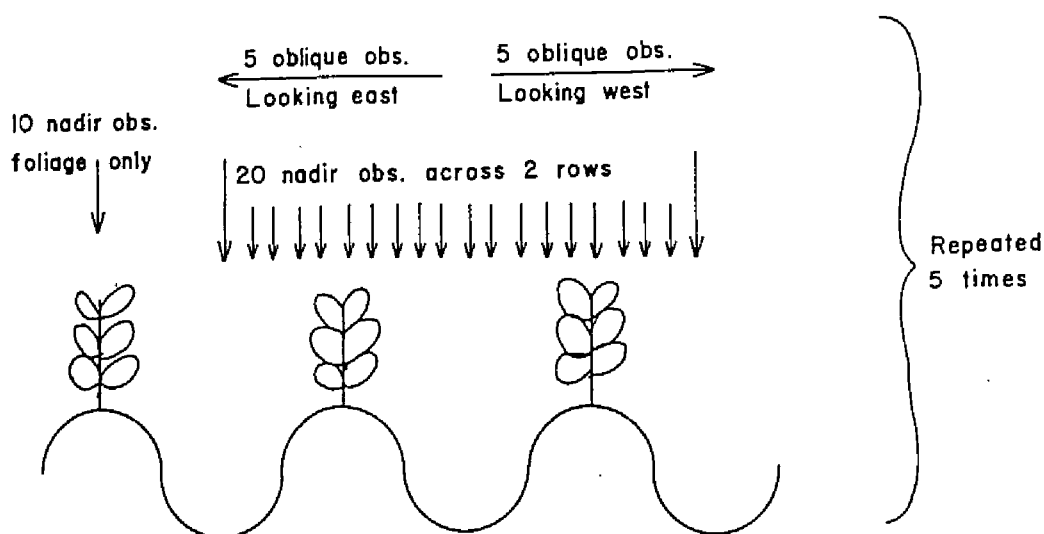


図3.8 赤外線温度センサによる圃場表面の温度分布の測定方法

### 3.2.2 結果と考察

不完全な植被を持つ圃場の表面温度の頻度分布を、図3.9に示した。作物温度、混合温度とも日射量の変化と同様のパターンで変化した。作物温度の変異幅は前節で明らかにした結果と同様、幅のせまいピークを示した。一方、作物温度と混合温度の差は11～22℃で、最も差の大きい日中には約22℃もあった。さらに日射を受けた土壌と作物温度の差は日中には33℃にも達した。しかしこの間、作物温度は一貫して気温よりも低く、葉温の方が気温よりも3.9～6.5℃低く推移した。このことは日射強度が約 $1000 \text{ W m}^{-2}$ と極めて高く、かつ乾湿球温度差が20℃もあったことからみて、きわめてさかんに蒸散が行われていたためと推定される。

混合温度は南中時前後には2山型の分布になり、それぞれ作物温度と日射を受けた土壌の温度に対応して2極分化した。そして、それ以外の場合には、陰の土壌部分に相当する中間域が存在した。これらのことから、鉛直方向から圃場を観測する場合には、圃場温度を構成する成分として作物、日射を受けた土壌、日陰の土壌の3成分に分ければよいと考えられる。

そこで、つぎにこれら3成分の時間的変化を写真データで調べた結果を図3.10に示した。日射を受けた土壌と受けない土壌の各面積についての回帰式は、作物の立毛を角柱とみなすモデルから導かれた式  $Y = a \tan^2\{15(X - b)\}$ 、 $Y$ ：陰の面積、 $X$ ：時刻、 $a$ と $b$ ：定数、を当てはめて得られた。式中の係数15は太陽が移動する角速度であり、12.5と12.6はそれ

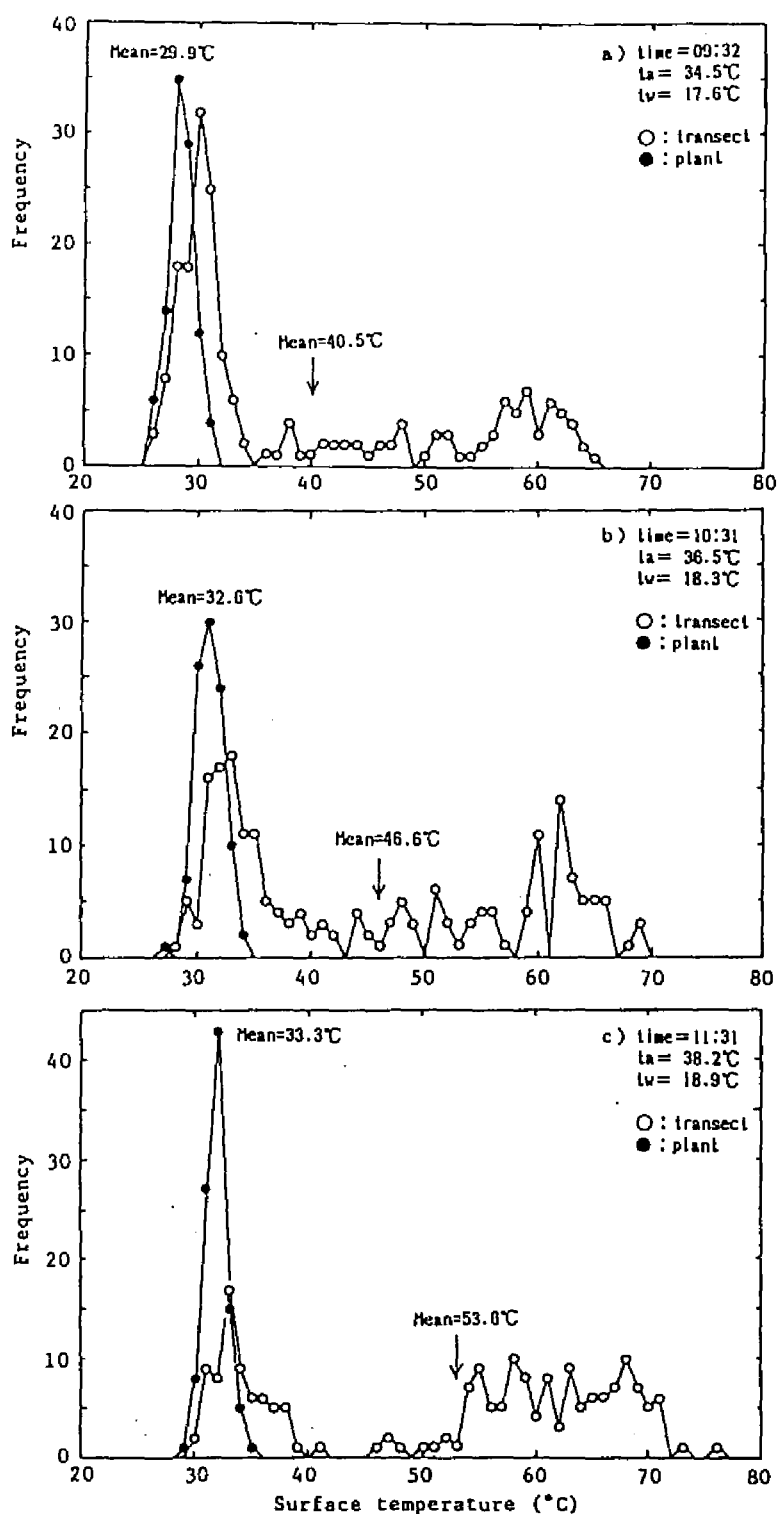
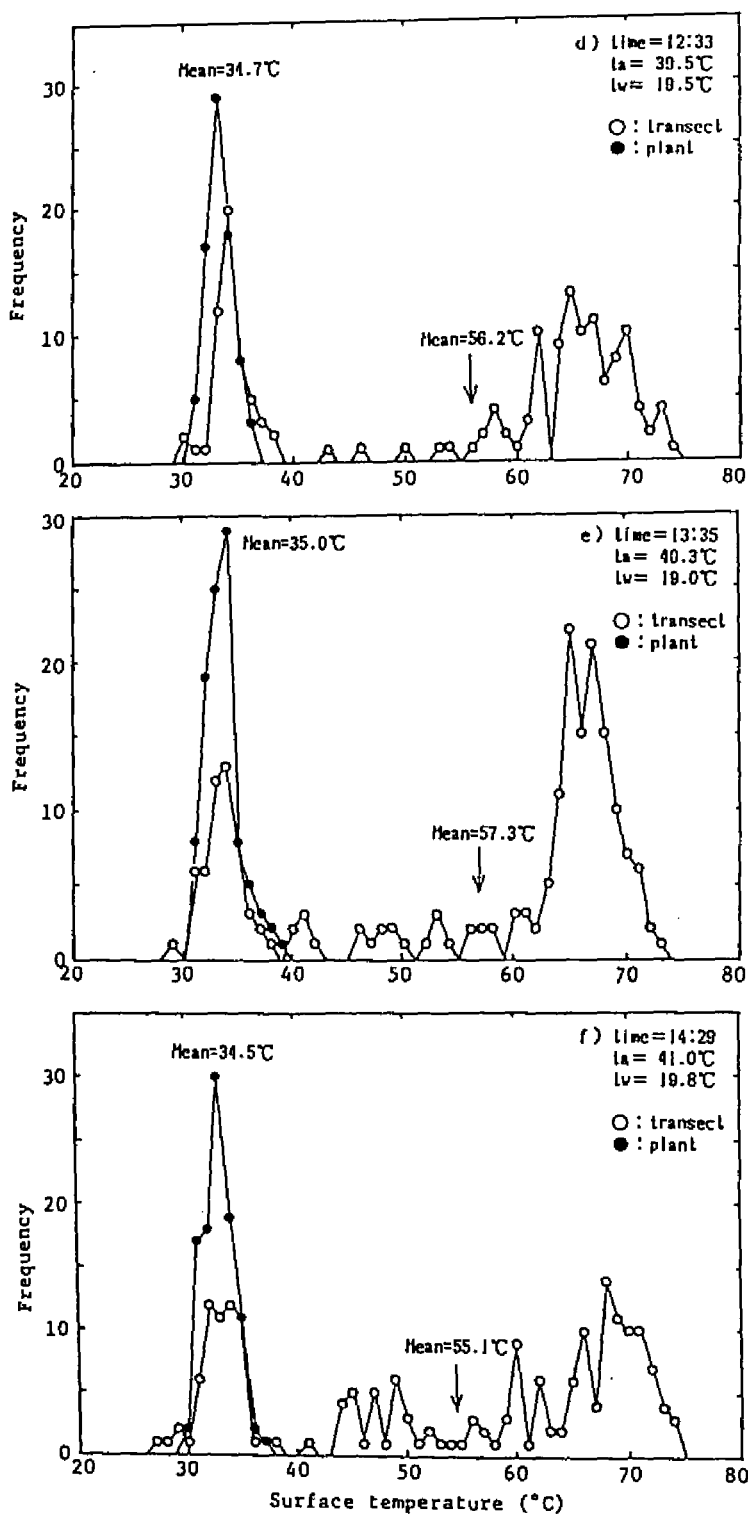


図3.9 不完全な植被を持つ圃場の表面温度分布の晴天日(00Y=164)における時間的变化  
 注)  $t_a$ : 気温,  $t_w$ : 湿球温度, transect: 圃場面全体, plant: 作物体のみ.



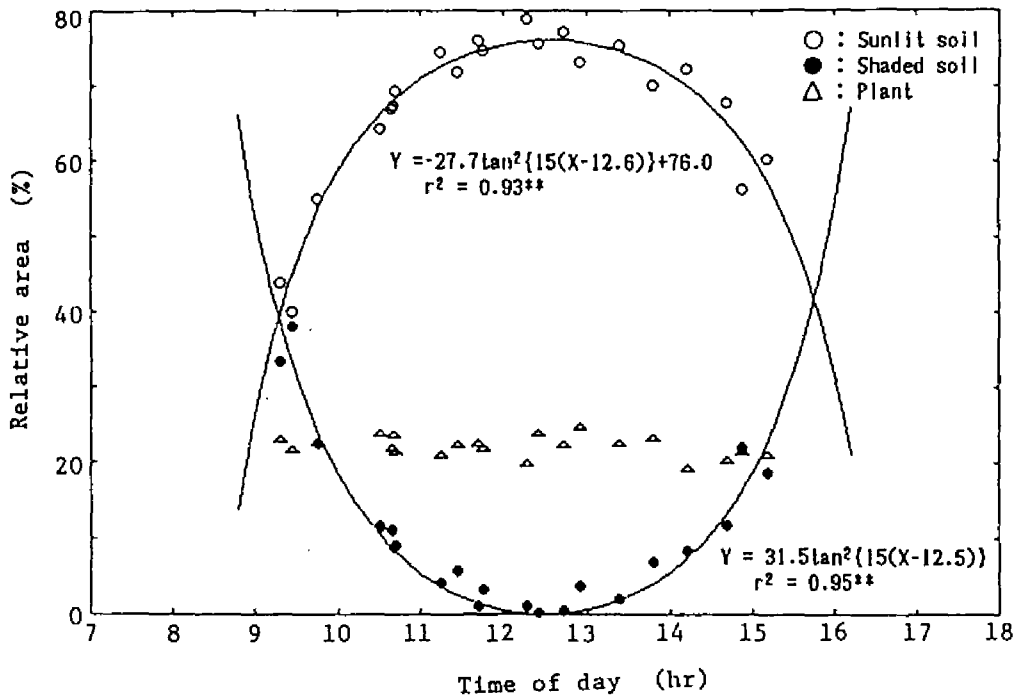


図3. 10 不完全な植被を持つ圃場の各成分の面積占有率の日変化の一例

ぞれ極値をとる時刻を意味する。この結果から、南中時である 12:30 前後には作物部分と日射を受けた土壌の部分のみとなり、温度分布の傾向と合致した。したがって、この限られた時間帯においては、混合温度と作物温度の関係は次式で表わされる。

$$t_{\text{plant}} = t_{\text{mean}} / a_p - t_{\text{soil}} (1 - a_p) / a_p$$

ここで、 $t_{\text{plant}}$ :作物温度(℃)、 $t_{\text{mean}}$ :混合温度(℃)、 $a_p$ :植被率、 $t_{\text{soil}}$ :土壌温度(℃)。かりに  $a_p = 0.24$ ,  $t_{\text{mean}} = 56.2^\circ\text{C}$ ,  $t_{\text{soil}} = 65^\circ\text{C}$  として試算すると  $t_{\text{plant}} = 32^\circ\text{C}$  となり、実測値に近い値になる。もし、植被率が V I (Vegetation Index) のように分光的データから推定され、土壌温度も裸地温度として上空から測定されれば、圃場の混合温度から作物体だけの温度を推定できる可能性がある。ただし、このような限られた設定でも、太陽高度の季節的变化、裸地温度をそのまま利用できるかどうかなどの点も問題で、理論的・実験的モデルの開発などを含め今後の研究に待つところが多い。

## 第4章 赤外線放射温度センサによる葉群 温度の測定およびその特性の検討

作物葉温の測定にはこれまで熱電対が多く用いられてきた。しかも、それは研究場面に限られており、作物の診断のためのモニタリングといった応用技術的な場面では用いられることがなかった。一方、赤外線放射温度センサは作物温度を非破壊非接触的、かつ瞬間的に把握できるため、今後モニタリングのための手段として利用できる可能性が大きい。

本章では、作物群落からの放射温度（輝度温度）のもつ特性を実験的に検討するために、熱電対による測定値との比較、葉群温度と同時計測した気温、大気飽差、PPFD（光合成有効光子密度）との相互関係等についての定量的な検討を行った。また、群落の放射温度を測定するときの方位の影響についても若干の検討を行った<sup>50)</sup>。

### 4.1 材料と方法

測定対象としては3月から6月にかけて播種したトウモロコシ数品種の圃場群落（農業研究センター実験圃場、つくば市）および12月に播種されたコムギの圃場群落（USDA実験農場、Phoenix, USA）を用いた。両作物とも標準的な栽培方法により正常に生育し、植被はよく発達していた。葉群温度は赤外線センサによって、気温、飽差、PPFD等と同時に多次元センシングシステム（第2章第5節に詳述した）によって観測された。なお、センサの設置は俯角  $10\sim 20^\circ$ 、距離  $5\sim 8\text{ m}$  の範囲で行った。

また、本実験では上記システムによる測定と同時に、熱電対（CA、 $\phi 0.1\text{ mm}$ ）を用いて群落表層に分布する葉身温度を測定した。葉温は放射温度センサの視野内に位置する10葉に、熱電対接点20点を表裏面各1点ずつ粘着テープで接着して測定した。熱電対データは上記センシングシステムのデータログに入力され、他の多変量データと同時に記録された。

表4.1 赤外線放射温度センサによるトウモロコシ群落の表面温度の均一性

| $t_c$<br>( $^\circ\text{C}$ ) | s.d.<br>( $^\circ\text{C}$ ) | c.v.<br>(%) | n | Dip of<br>view<br>(degree) | PPFD<br>( $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) | Variety<br>of corn |
|-------------------------------|------------------------------|-------------|---|----------------------------|-----------------------------------------------|--------------------|
| 21.19                         | 0.02                         | 0.1         | 2 | 9                          | 680                                           | JX167              |
| 20.01                         | 0.14                         | 0.6         | 5 | 9                          | 678                                           | JX167              |
| 20.60                         | 0.30                         | 1.4         | 4 | 8                          | 625                                           | P3424              |
| 20.96                         | 0.18                         | 0.9         | 3 | 7                          | 630                                           | Mutsumidori        |
| 18.63                         | 0.11                         | 0.6         | 3 | 9                          | 1351                                          | JX167              |
| 18.69                         | 0.25                         | 1.3         | 4 | 8                          | 1478                                          | P3424              |
| 18.57                         | 0.21                         | 1.1         | 4 | 8                          | 1392                                          | P3424              |
| 17.98                         | 0.08                         | 0.5         | 3 | 7                          | 1287                                          | Mutsumidori        |

注1)  $t_c$ : 群落表面温度, s.d.:  $t_c$ の変動の標準偏差, c.v.: 変動係数,  
n: 反復数, Dip of view: センサの俯角。

2) 各データセットについて、反復測定はすべて1分以内に行われ、かつその時の気温の変動が $1^\circ\text{C}$ 以内、PPFDの変動は $10\ \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以内であった。

## 4. 2 結果と考察

### a. 赤外線放射温度センサによる群落表面温度と熱電対による葉群温度の比較

まず、放射温度からみたトウモロコシ群落表面温度の均一性を調べた結果を 表 4. 1 に示した。これは短時間内にひとつの群落表面について視野を変えて多数の反復データを取り、このうち次のような3つの条件、すなわち測定の時間的ずれが1分以内、気温の変異が  $0.1^{\circ}\text{C}$  以内、PPFDの変異が  $10\mu\text{E m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  以内という条件をみたすデータだけについて、温度の位置別変異をみたものである。たとえば表中 2行めのデータについてみると、上記3条件をみたす5箇所の表面温度の変異係数が  $0.6\%$  であったことを示している。他の場合も同様に変異係数はいずれも  $1\%$  内外の非常に小さい値であることがわかった。このことは群落が均一な場合には視野の取り方による葉群温度の変異が極めて小さいことを示しており、発達した均一な群落については視野設定による誤差は小さいと考えられる。

つぎに、熱電対によって測定した群落表層の葉群温度  $t_l$  ( $^{\circ}\text{C}$ ) と放射温度センサによって同時に測定した群落表面温度  $t_c$  ( $^{\circ}\text{C}$ ) の比較を図 4. 1 に示した。両者の間の回帰式は次のよう

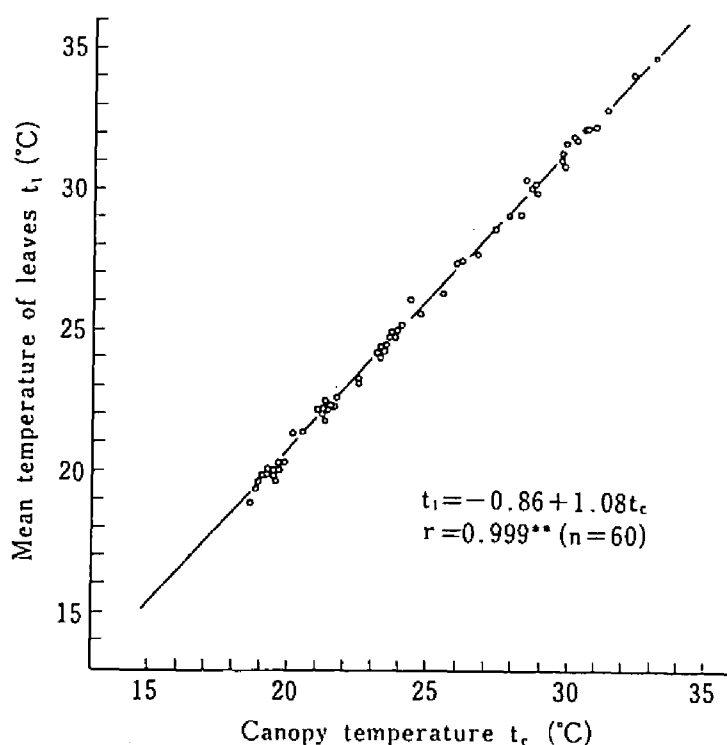


図 4. 1 赤外線放射温度センサと熱電対によって測定されたトウモロコシ葉群温度の比較

注)  $t_l$ : 熱電対による葉群温度,  $t_c$ : 群落の放射温度.

\*\* :  $1\%$  レベルで有意.

であった。

$$t_i = -0.86 + 1.08 t_o \quad r = 0.999^{**} \quad (n = 60) \quad (4.1)$$

放射温度  $t_o$  は図のように  $t_i$  よりもやや低いですが、回帰式のように両者は極めて高い相関関係にあり、放射温度によって熱電対による葉群温度を推定することが可能であると考えられる。

なお、 $t_i$  としては熱電対による葉の表裏面の全測定値の平均値を用いた。この平均値の変異係数は直射光の当たらないときには1.3~2.5%，直射光が当たっているときでも2.5~6.5%と葉温自体の変動に比べて小さいので、群落表層に位置する葉群のほぼ平均的な温度を代表しているとみなせる。この結果は第3章の熱画像解析の結果を、別な面から裏付けるものである。

一方、熱電対によって測定した葉温の表裏面差は太陽光の当たり方によって変動したが、曇天時で0~0.3℃、直射光が当たっている状態で0.1~1.2℃と、常に裏面よりも表面の方が高い値になることがわかった(図4.2)。放射温度センサによって観測される葉の表面は上側すなわち太陽光をうけた面であることを考えれば、この結果からは、図4.1の結果とは逆に放射温度  $t_o$  の方が葉群温度  $t_i$  よりも高くなるように思われる。しかし、実際には図4.1のように放射温度の方が葉群温度よりも少し低くなる場合が多く、その原因は群落の立体構造のために放射温度センサによる場合には、群落の奥の部分が視野内に含まれるためと推定され

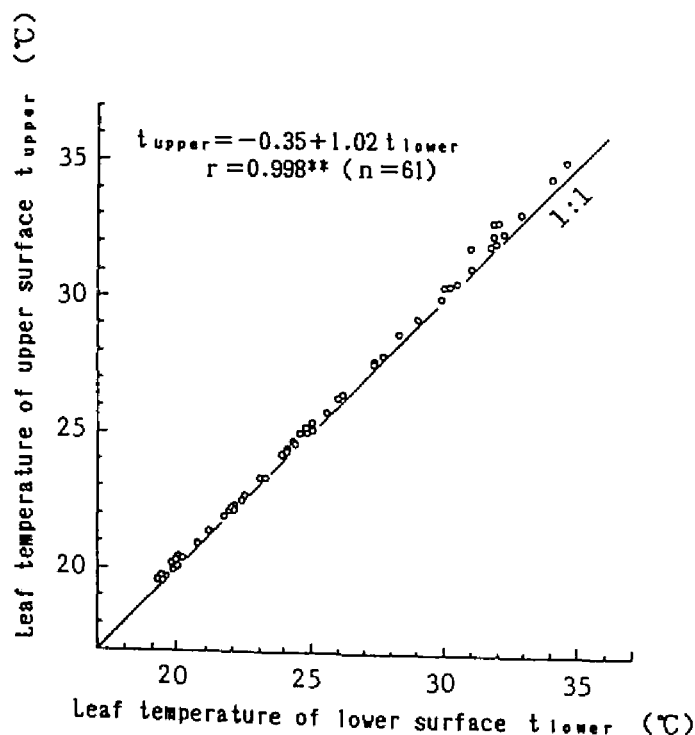


図4.2 熱電対によって測定されたトウモロコシ個葉の表裏面温度の関係  
 注) 各点は表裏各10反復の平均値。\*\*: 1%レベルで有意。

る。このことは第3章において検討した熱画像解析の結果にも一致し、群落表面の放射温度の測定誤差はこれら両要因の相殺されたものであると考えられる。

一方、トウモロコシ葉群の放射温度と蒸散速度を同時計測した際に得られたデータについてもほぼ同様の結果が得られた。すなわち、ボロメータ (Li-Cor, Li-1600) による葉の裏面温度  $t_1$  (°C) と放射温度計による葉面温度  $t_0$  (°C) の関係は次式のようにであった。

$$t_1 = -2.5 + 1.16 t_0 \quad (4.2)$$

$$r = 0.932^{**} (n = 287), \quad 18.5 \leq t_1 \leq 35.8^\circ\text{C}$$

なお、ボロメータの熱電対による葉温は各最低5点はとった。この関係式は、図4.1で示した関係式と 15~25°C の範囲では差が 0.3°C 以内と小さく、35 °C においても差は約 1 °C であった。ボロメータによる葉温測定が常に直射光を受けた状態で行われたこと、葉の裏面のみの値であることを考慮すれば両者はよく一致しているとみなせる。また、上に掲げた2つの関係式は水稻等についての測定例<sup>6・102)</sup>ともよく一致した。ただし、放射温度センサによる葉群温度は太陽方位や測定方位による誤差を避けるため、より厳密には東西南北4方向からの平均値を用いるほうが望ましい<sup>100)</sup>と考えられる。

#### b. 葉群の放射温度と気温、飽差およびPPFDの関係

一般に、群落上層の葉群はおもに活動中心葉で構成されており、群落の光合成・蒸散作用などに与える影響は大きい。そして、その動態は放射温度センサによって観測される群落上層の葉群温度の動態にも強く反映されていることが推察される。

そこで、葉群温度と同時測定された微気象要因との関係について検討した。図4.3に気温に対する葉群温度の応答例を示す。これは、気温以外の要因が比較的安定的に変化した場合の応答例で、葉群温度が気温よりも2~5°C低い状態を保ったまま、きわめて相似な変動パターン

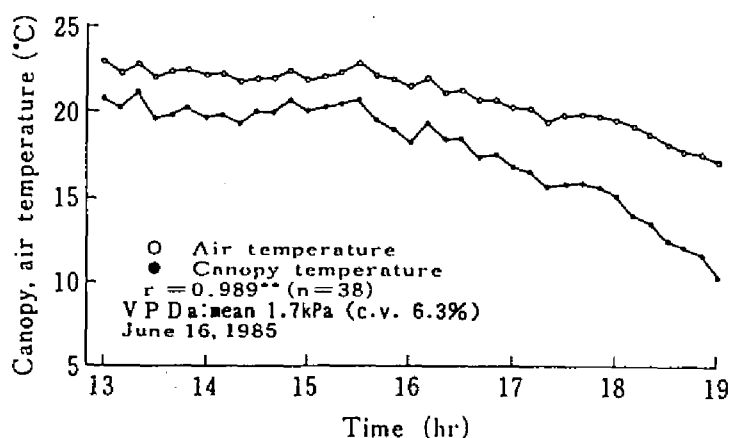


図4.3 トウモロコシ葉群温度および気温の応答関係の一例



ンをとっていることがわかる。また同一時刻における両者の値の相関係数が 0.989 と高いことから、他の要因が影響しない条件下では、葉群温度の雰囲気気温に対する変化の時定数は気孔開度などのそれ<sup>38)</sup>に比べて短く、ほとんど即時的に応答すると推定された。

群落表面温度と気温の差を群落の水状態の指標にする試みは乾燥地帯を中心になされされており<sup>103)</sup>、マクロな推定には葉-気温差を直接利用したり<sup>41,78)</sup>、あるいは能力的に可能な最大の蒸散を行っているときの葉-気温差を基準にして水ストレスの程度を指標化した CWSI (Crop Water Stress Index)<sup>42,81)</sup>などが提出され成果をあげている。本実験で得られたトウモロコシにおける葉群温度-気温差と飽差の関係は図4.4のようであった。相関係数は約 0.8 で、飽差が大きくなるにつれて温度差が大きくなり、葉群温度の低下程度が大きくなるがわかる。これは、蒸散が基本的には飽差に比例して増大し、蒸散による冷却効果によって気温との温度差が大きくなるためと考えられる。したがって、水欠乏が気孔抵抗に影響しないような条件下では、このような関係がさらに明確に成立する可能性があり、飽差の変動幅がとくに大きい地帯では Stress-Degree-Day や CWSI のような評価法<sup>41,88)</sup>の基礎となりうる。しかし、葉-気温差はあくまで光や風、蒸散機能などに基づいたエネルギー収支の結果のひとつにすぎないため他の要因による変動幅が大きく、とくに日本のように湿潤で飽差の変異幅が小さい地帯では、予測や診断のためには他の要因も含めた多変量モデルを構築する必要があると思われる。

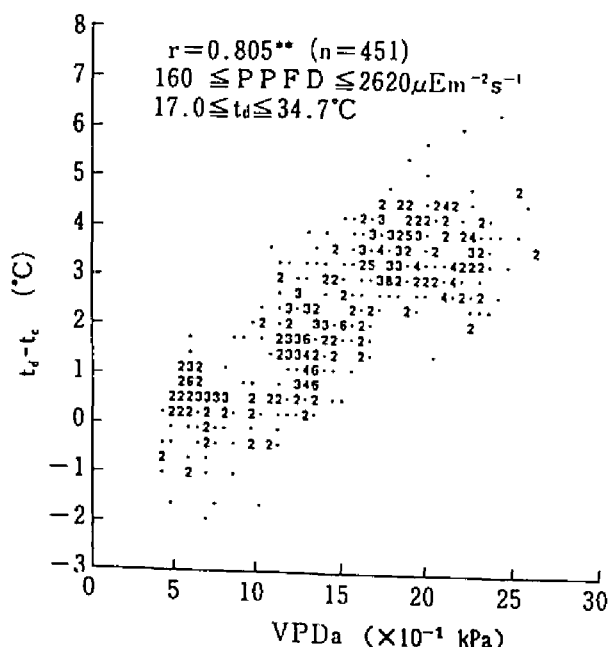


図4.4 トウモロコシ群落における気温-葉群温度差と大気飽差の関係  
注) 図中の各数字は同位置の点数を示す。\*\*: 1%レベルで有意。

表4.2 トウモロコシ群落における葉群温度と気温、大気飽差およびPPFDの間の関係の回帰分析

| Experiment No.                       | I (June 1985)                                                                                         |                |                  |         | II (July 1985)                                                                                        |                |                  |         | III (August 1985)                                                                                     |                |                  |         |   |
|--------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|------------------|---------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|------------------|---------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|------------------|---------|---|
| (°C)                                 | 17.0 ≤ t <sub>a</sub> ≤ 23.1                                                                          |                |                  |         | 27.8 ≤ t <sub>a</sub> ≤ 34.5                                                                          |                |                  |         | 30.3 ≤ t <sub>a</sub> ≤ 34.7                                                                          |                |                  |         |   |
| Range (×10 <sup>-1</sup> kPa)        | 4.7 ≤ VPD <sub>a</sub> ≤ 14.0                                                                         |                |                  |         | 10.1 ≤ VPD <sub>a</sub> ≤ 26.5                                                                        |                |                  |         | 11.6 ≤ VPD <sub>a</sub> ≤ 25.2                                                                        |                |                  |         |   |
| (μEm <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ) | 263 ≤ P P F D ≤ 2615                                                                                  |                |                  |         | 211 ≤ P P F D ≤ 1932                                                                                  |                |                  |         | 158 ≤ P P F D ≤ 1945                                                                                  |                |                  |         |   |
| Data No.                             | n=180                                                                                                 |                |                  |         | n=135                                                                                                 |                |                  |         | n=165                                                                                                 |                |                  |         |   |
|                                      | t <sub>c</sub>                                                                                        | t <sub>a</sub> | VPD <sub>a</sub> | P P F D | t <sub>c</sub>                                                                                        | t <sub>a</sub> | VPD <sub>a</sub> | P P F D | t <sub>c</sub>                                                                                        | t <sub>a</sub> | VPD <sub>a</sub> | P P F D |   |
| Single corr.                         | 1                                                                                                     |                |                  |         | 1                                                                                                     |                |                  |         | 1                                                                                                     |                |                  |         |   |
| coef.                                | t <sub>a</sub>                                                                                        | 0.68**         | 1                |         | 0.70**                                                                                                | 1              |                  |         | 0.65**                                                                                                | 1              |                  |         |   |
|                                      | VPD <sub>a</sub>                                                                                      | 0.34**         | 0.62**           | 1       | -0.08                                                                                                 | 0.52**         | 1                |         | 0.1                                                                                                   | 0.61**         | 1                |         |   |
|                                      | P P F D                                                                                               | 0.57**         | 0.25**           | 0.65**  | 1                                                                                                     | 0.54**         | 0.21*            | 0.11    | 1                                                                                                     | 0.77**         | 0.34**           | 0.12    | 1 |
| Multiple regression                  |                                                                                                       |                |                  |         |                                                                                                       |                |                  |         |                                                                                                       |                |                  |         |   |
| A) Equation                          | t <sub>c</sub> = 4.06 + 0.858t <sub>a</sub> - 0.447VPD <sub>a</sub> + 2.45 × 10 <sup>-3</sup> P P F D |                |                  |         | t <sub>c</sub> = 0.24 + 0.990t <sub>a</sub> - 0.223VPD <sub>a</sub> + 1.28 × 10 <sup>-3</sup> P P F D |                |                  |         | t <sub>c</sub> = 5.20 + 0.772t <sub>a</sub> - 0.150VPD <sub>a</sub> + 1.31 × 10 <sup>-3</sup> P P F D |                |                  |         |   |
| B) Corr. coef.                       | r = 0.907**                                                                                           |                |                  |         | r = 0.959**                                                                                           |                |                  |         | r = 0.923**                                                                                           |                |                  |         |   |
| C) Partial corr. coef.               | t <sub>a</sub>                                                                                        | 0.870**        |                  |         | 0.940**                                                                                               |                |                  |         | 0.795**                                                                                               |                |                  |         |   |
|                                      | VPD <sub>a</sub>                                                                                      | -0.742**       |                  |         | -0.876**                                                                                              |                |                  |         | -0.609**                                                                                              |                |                  |         |   |
|                                      | P P F D                                                                                               | 0.817**        |                  |         | 0.811**                                                                                               |                |                  |         | 0.817**                                                                                               |                |                  |         |   |
| D) Standard partial reg. coef.       | t <sub>a</sub>                                                                                        | 0.975          |                  |         | 0.935                                                                                                 |                |                  |         | 0.681                                                                                                 |                |                  |         |   |
|                                      | VPD <sub>a</sub>                                                                                      | -0.818         |                  |         | -0.607                                                                                                |                |                  |         | -0.378                                                                                                |                |                  |         |   |
|                                      | P P F D                                                                                               | 0.860          |                  |         | 0.403                                                                                                 |                |                  |         | 0.585                                                                                                 |                |                  |         |   |

注 1)  $VPD_a$ :大気飽差,  $t_a$ :気温, 他の略号は表4.1に同じ.

2) A):重回帰式, B):重相関係数, C):偏回帰係数, D):標準偏回帰係数.

3) 各実験に供試した品種は, それぞれ I: J X 167, II: T X 41, III: T X 41.

つぎに、作物群落の機能や状態を推定する上でとくに重要と考えられる気温、PPFD、および大気飽差が葉群温度に及ぼす影響について検討した。通常の作物学的な実験手法としては、着目する2つの要因以外を一定にして両者の関係を解析する方法がとられるが、特殊な施設等を必要としたり、結果を圃場へ還元する際などに問題があるため、本実験ではあくまで圃場における実態を多次元計測によってそのまま解析する方法をとった。表4.2は葉群温度と微気象3要因すなわち気温、飽差、PPFDとの関係を重回帰分析によって検討したものである。まず単相関でみると、いずれの場合にも葉群温度 $t_c$ は気温 $t_a$ 、PPFDとの関係が深く大気飽差VPD。とはほとんど関係していないようにみえる。しかし、説明要因どうしの相関が高いので単相関ではそれぞれの関係を十分把握することは難しい。これらの関係を重回帰分析の偏相関係数でみると、どの実験においても $t_c$ はPPFDとの間にきわめて強い正の関係をもち、VPD。との間には強い負の関係をもっていることが明らかである。そして、葉群温度 $t_c$ の全変動に対する各要因の寄与程度を標準偏回帰係数でみると、気温 $t_a$ が平均で0.86と最も強く影響し、PPFDと飽差VPD。がそれぞれ平均0.60、0.62とほぼ同程度で逆向きに作用することがわかる。また、重相関係数は3回の平均が0.93とどの場合も極めて高いので、葉群温度の変動はこれらの3要因でほぼ説明されることがわかる。回帰による推定値と実測値の関係の一例（実験Ⅱ分）を図4.5に示した。各微気象要因の変動幅は3回の実験で

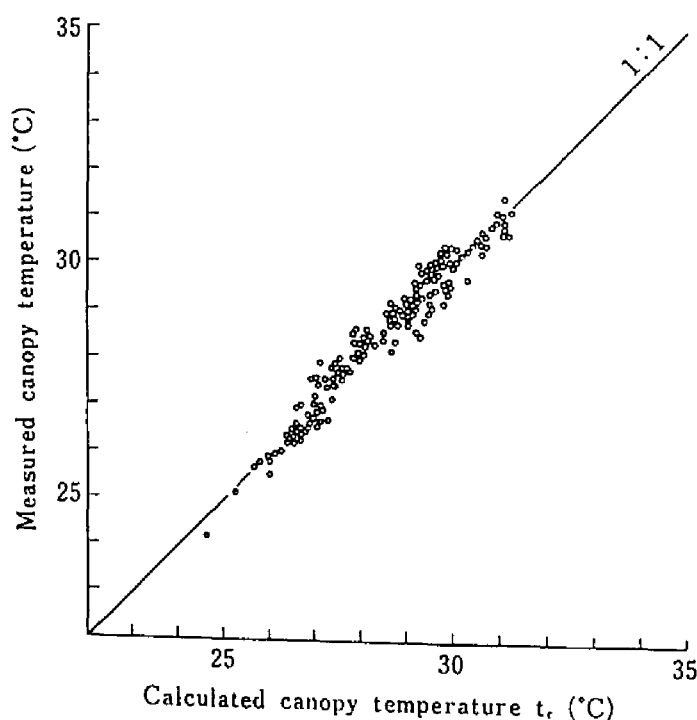


図4.5 トウモロコシ群落における葉群温度と気温、大気飽差およびPARの関係  
 注) この図は、表4.2の実験Ⅱの結果に対応したもの。

気温 17.0~34.7 °C, 飽差 VPD<sub>a</sub> 4.7~26.5 mb, 光合成有効光量子密度 P P F D 158~2615  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と広いので、ここで得られた傾向は一般的に成立するものと考えられる。

これらの諸関係は気孔の挙動および葉面における熱収支過程を反映したものである。すなわち大気飽差が大きくなることによって蒸散がさかんになる過程、日射エネルギーが高くなることによって気孔開度が大きくなると同時にエネルギー供給量が増加して蒸散がさかんになる過程、気温の上昇によって葉温が上がり飽差が大きくなり蒸散がさかんになる過程、蒸散によって葉が冷却されて葉温が下がり飽差も低下する過程などのほか、体内の水状態に応じて気孔開度が調節される機構が複合的に関与している。ここではこれらの過程にかかわる一つの作物生体情報としての葉群温度の変動について、気象3要因との関係を一応定量的に評価した。しかし、気象3要因および気孔はすべて相互に関連して動いており、しかも自然条件下では一つの要因だけが独立に変化することはほとんどないため、次章以下に展開するように、熱収支過程やガス交換過程を中心とした機構的多変量モデルによる蒸散速度、光合成速度などの直接的定量的推定がより望ましいと考えられる。

なお、本実験では光環境を光量子センサによる P P F D ( $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) と 日射量センサによる日射量 ( $\text{W m}^{-2}$ ) の 2つの方法で測定したが、両者の間には次式のように密接な関係が確

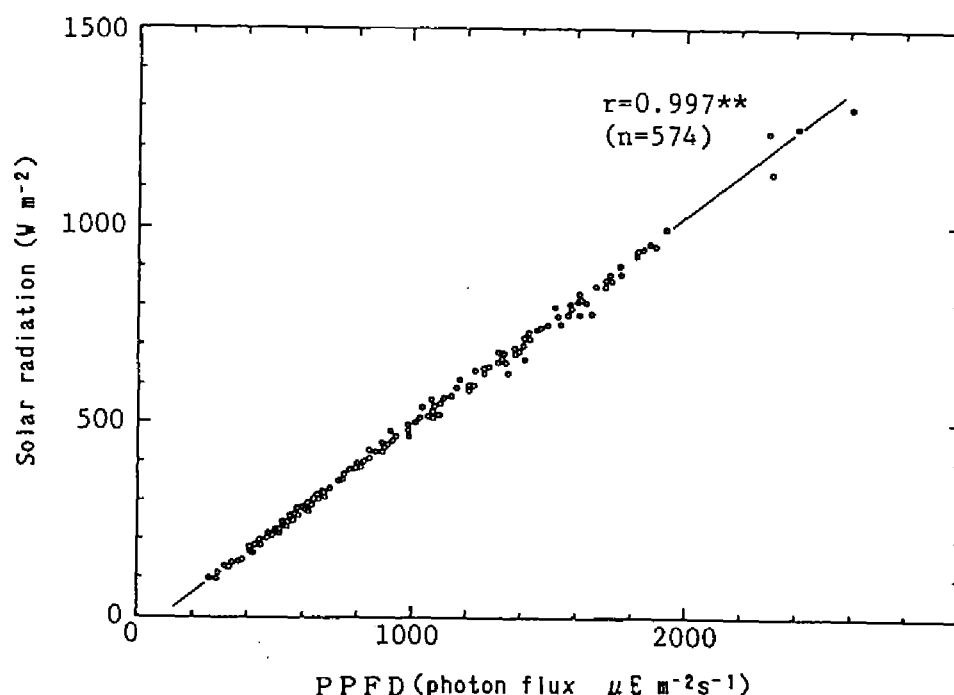


図4. 6 本実験における光量子センサによる P P F D と 日射量センサによる日射量の範囲および両者の関係  
注) 日射量: 300~ 3000nm, P P F D: 400~ 700nm.

認められた(図4.6)。

$$R_s = -46.2 + 0.535 P P F D \quad r = 0.997^{**} (n = 574) \quad (4.3)$$

$$200 \leq P P F D \leq 2600 \mu E m^{-2} s^{-1}$$

このPPFDの範囲は曇った日の夕方の値から快晴の日の最高値にほぼ相当し、広い範囲で上記のような関係が成立した。したがって、一方から他方を推定でき、エネルギー収支に使うデータもPPFDを用いて推定され得ると考えられた。

#### c. 赤外線放射温度センサの観測方向が葉群温度測定値に及ぼす影響

群落表層に分布する葉群の受光状態は、太陽の方位によって変動する。また、ダイズやヒマワリなどでは葉の開位運動も関係すると考えられる。Nielsenら<sup>100)</sup>はダイズについての実験結果から、放射温度センサによる観測値はセンサの観測方位と太陽方位との相対的位置関係に依存して、約  $\pm 0.3^\circ C$  程度の範囲で変動することを報告している。そして、現実には1方向からしかデータをとれないことが多いため、真値に最も近いと思われる4方向からの平均値とある特定の1方位から測定値の差を太陽とセンサの方位角の差の関数として表わせれば有益であろうと述べている。実際、圃場区画の関係、あるいは測定時刻の同時性を保てないなどの理

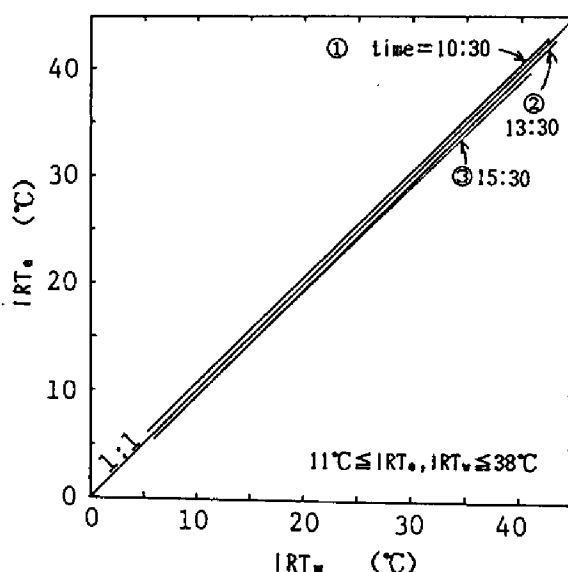


図4.7 観測方位と測定時刻がコムギ群落の放射温度測定値に及ぼす影響

注)  $IRT_e$ : 東側からの観測値,  $IRT_w$ : 西側からの観測値.

① time=10:30  $IRT_e = 0.664 + 0.994 IRT_w$

$r = 0.986 (n = 360)$

② time=13:30  $IRT_e = -0.512 + 1.004 IRT_w$

$r = 0.982 (n = 360)$

③ time=15:30  $IRT_e = -0.496 + 0.986 IRT_w$

$r = 0.986 (n = 360)$

由で、ひとつの観測点に対して一つのセンサで4方向からのデータをとるのは困難である。

そこで、本節ではコムギ群落について、観測方位が測定値におよぼす影響を確認するとともに、最も確からしい測定値を得るための方法について若干の考察を加えた。図4.7に測定時刻別の東西両方向からの放射温度測定値を示した。なお、コムギ群落は南北畦であった。また、ここで用いたデータはコムギの全生育期間においてほぼ隔日に測定された放射温度測定値である。太陽南中時に近い 13:30では両方向からの測定値はほぼ一致した。一方、午前中の 10:30には東側からの観測値が西側からのものより20℃付近で約 0.5℃高く、逆に午後の 15:30では東側からの観測値が西側からのそれよりも同じく 20℃付近で約 0.7℃低くなっていることがわかる。すなわち、放射温度の測定値はそれぞれの時刻の太陽方位に依存して約  $\pm 0.5^{\circ}\text{C}$ 程度変動しており、太陽方位と観測方位の差が小さいほど測定値は平均値よりも高くなり、方位の角度差が大きくなるにつれて低くなっている。この変動は直射光を受けた葉面と陰の葉面の相対的な比率などに依存しており、一般に太陽を背にして測定する場合に最も高い値をとることを示している。以上のことから、太陽の方位に関係なく群落表層葉群の真値に近い値を推定するためには、4方向あるいは向合う2方向からの測定値の平均値を利用するのが最も確からしいと考えられる。さらに、1方向からの観測しかできない場合には、太陽方位と直角方位から測定した値が群落表面温度の平均値に最も近いと推定される。ただし、第3章で検討したような群落表面の面的な不均一性を考慮すれば、解析の目的によってはこれらの値は誤差範囲に入っているとみなせる。また、群落を構成する葉のなかでも、最良の環境にあると思われる直射光に当たった葉がおもな関心の対象であるような場合には、太陽を背にして測定するのが最もそれに近い値を与えるものと推定される。

## 第5章 作物の蒸散速度および気孔抵抗の 遠隔的モニタリングに関する基礎的検討

作物体の水分含有率は、成熟期や枯死に至るような極端な乾燥状態を除けば極めて安定しており、水分含有率そのものは作物の水分状態の指標とはなりにくい。一方、蒸散機能は作物生体の水分経済および養分吸収においてきわめて重要な役割を担っている。

実際、圃場からの消費水量すなわち蒸発散と収量あるいはバイオマスの間には極めて密接な比例関係が認められている<sup>27, 29, 110)</sup>。そして、要水量または水利用効率 (Water Use Efficiency) に関する研究が多く積み重ねられている<sup>28, 120, 134, 141, 142, 165)</sup>。

蒸散すなわち葉面における水蒸気の輸送・交換過程は、主として気孔を介して行われるため、蒸散速度は基本的には気孔の開閉に連動して変化する。ただし、蒸散速度は気孔抵抗だけに支配されているのではなく、葉面飽差にも支配されている。すなわち、大気乾燥程度すなわち蒸発要求強度 (Evaporative Demand of Atmosphere)<sup>38)</sup> に比例して蒸散速度は変化する。気孔抵抗は作物自体の状態値のひとつにすぎないが、実際に水の消費量を決定するのは蒸散速度そのものである。このように蒸散速度は単に作物側の状態だけでなく、作物とそれを取り囲む微気象環境によって構成されている作物-環境系の物質生産における環境生理的な活性を極めて端的に表現しているものと考えられる。したがって、もし蒸散速度がリアルタイムで遠隔推定されれば、水管理に有用なだけでなく、作物の生理的な活性や生産性の評価などにもきわめて有用な情報となる。

一方、気孔抵抗は作物個体の体内水分状態によって強く制御されていると考えられており、体内水ポテンシャル等の測定が多数行われてきた<sup>153)</sup>。基本的には、個体の体内水分状態は、土壌-作物-大気系における水の移動と収支の結果として決まるものである。しかし、一方で気孔が大気湿度に直接的に反応する可能性も示されている<sup>3, 20, 84)</sup>。さらに近年、気孔が土壌の水分状態に直接反応して開閉運動を起こすのではないかと推定する実験結果が増えている<sup>26, 143, 163)</sup>。このことは、気孔の挙動が単に体内の水分輸送や水ポテンシャルに規定されているのではなく、根からなんらかの情報 (制御情報) を受け取ることによって調節されていることを示唆している。

いずれにせよ、気孔抵抗は土壌、微気象を含む多くの要因の影響を受けながら変動している作物生体側の、しかも、生産性に大きく関与する状態値のひとつである。したがって、気孔抵抗がリアルタイムでモニタリングされれば、蒸散速度と同様に作物生理状態の診断指標として、また、作物の反応を通じた環境ストレスの検出と評価のための情報源として利用できる。さらに、自然条件下における気孔の動態と変動機構を解析するための手段となる可能性も持っている。

本章においては、前章までの基礎的検討をふまえて、葉群（個葉）温度および気象要因の多次元センシングデータと作物群落の蒸散速度、気孔抵抗の関係を実験的に解析した。さらに、これらのデータと物理学的諸法則を利用したモデルによって蒸散速度および気孔抵抗をリアルタイムで遠隔的に推定する方法について検討した<sup>51, 54, 58</sup>。

## 5. 1 材料と方法

上記目的のために、ここではトウモロコシを対象とした実験Ⅰ（農業研究センター、つくば市）およびワタを対象とした実験Ⅱ（USDA, Phoenix）の二つの実験を行った。両実験とも基本的には、放射温度計による葉温、飽差、温湿度、日射量、PPFD（光合成有効光量子密度）等と蒸散速度および気孔抵抗が同時測定されている。各実験の詳細は以下の通りである。

**実験Ⅰ：** 測定対象として、農業研究センター実験圃場（つくば市）において3月から6月にかけて播種され、標準的な栽培方法で管理されたトウモロコシ数品種の群落を用いた。本研究の特徴のひとつとして、圃場における作物の生理生態的状态を作物群落－環境系の動態の一部としてとらえ、環境制御等の方法によらず現場から観測されるデータから圃場における現象を直接解析する方法をとっている。そのために、第2章第5節に詳述したようなセンシングシステムを作成し、圃場における作物－環境系からモニタリングに必要な多変量センシングデータを観測した。葉温（葉群温度）はこのシステムによって、群落から遠隔的に直接得られる。使用したセンサは赤外線放射温度センサ（Barnes, Model PRT-5）であった。なお、葉温の測定は、センサの俯角 10～20°、観測距離 5～8 m の範囲で行った。

その他に、群落近辺における乾球温度、湿球温度、日射量、PPFD、風速が同時計測され、データログに記録された。本システムでは任意の時間間隔でデータを自動記録できるが、本実験では原則として 10 分間隔とした。測定は 5～8 月にかけて行い、各測定日における測定時刻は午前 7 時～午後 6 時の範囲内であった。解析にはこのうち午前 8 時から午後 5 時までの範囲のデータを用いた。なお、測定時期におけるトウモロコシの生育ステージは、栄養生長中期～後期であった。

本実験では、以上のような微気象要因および葉群温度の計測と同時に、定常ボロメータ（Li-Cor, LI-1600）を用いて蒸散速度および気孔抵抗を実測した。ボロメータによる測定は 1～2 時間おきに行った。蒸散速度の測定にあたっては、放射温度が観測されている視野内の群落表層の平均的な数葉について少なくとも 5 反復以上の測定を行った。なお、反復間の標準偏差は大きくなかったのでモデル等の計算には平均値を用いた。

**実験Ⅱ：** 測定対象として、US-Water Conservation Lab.（Phoenix, USA）の実験圃場のワタ群落を用いた。ワタは 4 月に播種され、標準的な栽培方法で管理された。なお、



この圃場では、土壤乾燥程度（乾湿）の処理および窒素施用量（多少）の処理が行われており、測定はこれら処理群落すべてを対象として行われた。ワタ環境系からの多変量センシングデータの測定記録システムとしては、第2章第5節に詳述したようなセンシングシステムと同様のものを用いた。葉温はこのシステムによって、群落から遠隔的に直接得られた。使用したセンサは赤外線放射温度センサ（Everest, Model 100）であった。なお、本実験における葉温測定は、センサと葉面の角度  $70\sim 90^\circ$ 、距離  $20\sim 50\text{cm}$  の範囲で行った。

そのほかに、群落近辺における乾球温度、湿球温度、日射量、正味放射、風速が同時計測され、データログに記録された。本システムでは任意の時間間隔でデータを自動記録できるが、今回の測定では原則として 30 秒間隔とした。解析にはボロメータでの測定に同期したすべてのスキャンデータを用いた。実験は7～9月にかけて行い、各測定日における測定時刻は午前8時から午後6時までの範囲内で、2～3時間おきに反復計測した。この時期のワタの发育ステージは栄養生長後期～生殖生長中期であった。

実験Ⅰと同様、以上の計測と同時並行的に定常ボロメータ（Li-Cor, LI-1600）を用いて蒸散速度および気孔抵抗を実測した。蒸散速度の測定にあたっては、群落表層の平均的な数葉について少なくとも5反復以上測定し、同じ葉について赤外線放射温度センサで葉温を観測した。なお、ボロメータ測定値、葉温とも反復間の標準偏差は小さかったので、モデル等の計算には平均値を用いることとした。

## 5.2 結果と考察

### 5.2.1 蒸散速度および気孔抵抗と微気象要因の関係の統計学的解析

本項では、トウモロコシについての実験Ⅰの結果を用いて、統計学的な関係をモニタに利用できるかどうかを主眼に以下の検討が行われた。まず、表5.1に蒸散速度  $T_r$ 、気孔抵抗  $r_{ev}$  と葉群温度  $t_o$ 、大気飽差  $VPD_a$ 、PPFDとのそれぞれ個別の相関関係を示した。個別にみると蒸散速度と葉群温度、飽差、PPFDとの間にはそれぞれかなり高い正の相関がみられる。しかし、他の条件による変動もかなり大きく、有意でない場合もある。これらの3要因が蒸散速度に対して正の関係を持っていることは明らかであるが、全体でみると0.6程度の低い相関係数しか得られない。

一方、気孔抵抗  $r_{ev}$  のほうは  $t_o$ 、PPFDとの間にはかなり高いマイナスの相関がある。しかし、飽差との相関は比較的低いことがわかる。これらの結果から、飽差は蒸散速度には強く影響するけれども、気孔抵抗に対する影響は比較的小さいといえる。そして、気孔抵抗に対しては、葉群温度よりもPPFDがつねに強くマイナスに関係することがわかる。この結果は、気孔抵抗がPPFDと逆比例的な関係にあるという環境制御下実験<sup>37, 151)</sup>の結果と一致している。そして、このことは光強度が気孔の開閉に対して、葉温の変化をとおしての影響以外に、

表5. 1 トウモロコシにおける蒸散速度および気孔抵抗と  
気温, 大気飽差, P P F Dとの関係の相関分析

| No.   | Date    | Var.  | n   | Tr             |           |           | r <sub>av</sub> |            |       |
|-------|---------|-------|-----|----------------|-----------|-----------|-----------------|------------|-------|
|       |         |       |     | t <sub>c</sub> | VPD       | PPFD      | t <sub>c</sub>  | VPD        | PPFD  |
| 1     | Jul. 16 | TX41  | 19  | 0.90           | 0.91      | 0.94      | -0.83           | -0.63      | -0.77 |
| 2     | Jul. 18 | TX41  | 27  | 0.95           | 0.40 n.s. | 0.85      | -0.86           | -0.19 n.s. | -0.93 |
| 3     | Jul. 19 | TX41  | 20  | 0.88           | 0.61      | 0.92      | -0.85           | -0.64      | -0.92 |
| 4     | Aug. 5  | TX120 | 7   | 0.33 n.s.      | 0.89      | 0.50 n.s. | -0.57 n.s.      | -0.77      | -0.67 |
| 5     | Aug. 6  | TX120 | 14  | 0.86           | 0.08 n.s. | 0.83      | -0.82           | 0.12 n.s.  | -0.74 |
| 6     | Aug. 13 | TX41  | 19  | 0.90           | 0.40 n.s. | 0.95      | -0.82           | -0.26 n.s. | -0.83 |
| 7     | Aug. 14 | TX41  | 21  | 0.67           | 0.72      | 0.60      | -0.73           | -0.16 n.s. | -0.89 |
| 8     | Aug. 15 | TX41  | 19  | 0.79           | 0.80      | 0.56      | -0.63           | -0.38 n.s. | -0.78 |
| Total |         |       | 146 | 0.56           | 0.57      | 0.69      | -0.59           | -0.20      | -0.74 |

注 1) n. s. の付かない相関係数は1%ないし5%で有意.

2) Tr:蒸散速度, r<sub>av</sub>:気孔抵抗, t<sub>c</sub>:葉群温度, VPD:大気飽差,  
PPFD:光合成有効光量子密度.

なんらかの直接的な作用をしていることを示唆している. しかし, 気孔抵抗の場合にも全体での相関係数は0.6~0.7程度で, そのままモニタリングに使えるような関係ではないと考えられる.

圃場条件で得られた以上の結果は, PPFDが大きくなると気孔が開いて気孔抵抗が小さくなり蒸散速度が大きくなる過程, 蒸散速度は理論的には飽差に比例するという関係, および葉温が上がれば気孔抵抗が小さくなって蒸散がさかんになるという過程をきわめて如実に反映していることがわかる.

そこで次に, 蒸散速度Trと気孔抵抗r<sub>av</sub>が, 葉群温度t<sub>c</sub>, 大気飽差VPD<sub>a</sub>, PPFDを説明変数とする重回帰式で, どの程度まで表わせるかをみた. まず, 蒸散速度Trについては次式が得られた.

$$Tr = -26.0 + 0.695 t_c + 5.34 VPD_a + 3.23 \times 10^{-3} PPFD \quad r = 0.843^{**} \quad (5.1)$$

この回帰式の標準偏回帰係数は, それぞれ t<sub>c</sub>:0.275, VPD<sub>a</sub>:0.486, PPFD:0.403で, 飽差とPPFDが同程度に関与することがわかる. 一方, 気孔抵抗r<sub>av</sub>については次式が得られた.

$$r_{av} = 10.20 - 0.173 t_c - 2.33 \times 10^{-3} PPFD \quad r = 0.734^{**} \quad (5.2)$$

すなわち, 気孔抵抗のほうは単相関(表5.1)にその傾向が表われていたように, 飽差が落ちて葉群温度とPPFDの2つの要因の重回帰式で表わされた. 標準偏回帰係数はt<sub>c</sub>: -0.124, PPFD:-0.642で, 特にPPFDが強くマイナスに作用していることが再確認された.

しかし, 式(5.1), (5.2)における重相関係数はそれぞれ0.84および0.73とあまり高いとはいえない. これは他の要因の影響による変動があることや, 要因間の関係が線形でないことに

よると推察される。したがって、上記のような重回帰分析によって要因間の関係を定性的に把握することは可能であったが、定量的モニタリングに用いるにはやや困難があると思われた。

作物に対する灌漑方法の違いが葉温の反映されることは、いろいろな作物について明らかにされている<sup>41, 80)</sup>。そして、作物群落の水状態を簡便に評価するための試みとして、葉-気温差と大気飽差を利用した水ストレス指標が提出され<sup>41, 81, 78, 103)</sup>、乾燥地帯を中心に実用化に及んでいる。しかし、これらの指標は日射量と風速の影響をともに考慮することができない。実際、気温-葉温差はあくまで光や風、蒸散機能などに基づいたエネルギー収支の結果のひとつにすぎず、またこれらの各要因も独立に変化することはない。したがって、特に日本のように湿潤で飽差の変異幅が小さい地帯では、予測や診断のためには他の要因も含めた多変量モデルによって、蒸散速度、光合成速度などの基本的機能を直接推定する方がより汎用的であると思われる。

## 5. 2. 2 熱収支モデルによる微気象生理学的解析ならびに遠隔手法による蒸散速度、気孔抵抗の評価モデル

### a. 評価モデルの展開とその微気象生理学的検討

そこでつぎに、群落を構成している葉面の熱収支と熱輸送の一般理論<sup>37, 94, 101, 138)</sup>に基づいたモデルによって蒸散速度ならびに気孔抵抗を推定する方法について検討した。以下にモデルについて記述する。

まず、葉身における熱収支は次式のように表わせる。

$$2\lambda Tr = R_n - H \quad (5.3)$$

ここで、 $\lambda$ ：水の気化潜熱( $J \cdot g^{-1}$ )、 $Tr$ ：蒸散速度(両面平均値、 $mg \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$ )、 $H$ ：顕熱のフラックス( $W \cdot m^{-2}$ )、 $R_n$ ：葉身に対する正味の放射フラックスで、全短波および長波域における入射・反射・放射を含んだもの( $W \cdot m^{-2}$ )、である。すなわち、

$$R_n = a R_s - R_l \quad (5.4)$$

ここで、 $a$ ：葉面の短波吸収率、 $R_s$ ：全短波放射(波長  $0.3 \sim 3 \mu m$ )のフラックス( $W \cdot m^{-2}$ )、 $R_l$ ：長波放射(波長  $3 \mu m$  以上)のフラックス( $W \cdot m^{-2}$ )。なお、上式には葉身内への貯熱量の項は入っていない。葉身内への貯熱量は、葉温変化によるエネルギーの変化および光合成過程に使われる光エネルギーの量である。しかし、これらはともに絶対量が日射量の1%程度ときわめて小さいために、通常無視できる<sup>101)</sup>。

一方、葉面境界層における熱輸送の過程から $H$ は次のように表わせる。

$$H = 2\rho C_p (t_l - t_a) / r_{ah} \quad (5.5)$$

ここで、 $\rho$ ：空気密度( $Kg \cdot m^{-3}$ )、 $C_p$ ：空気の定圧比熱( $J \cdot Kg^{-1} \cdot ^\circ C^{-1}$ )、 $t_l$ ：葉温( $^\circ C$ )、 $t_a$ ：気温( $^\circ C$ )、 $r_{ah}$ ：熱についての葉面境界層抵抗( $sec \cdot m^{-1}$ )。式(5.5)のうち、熱の境界層抵抗

$r_{ah}$  を数式的に表わすことは、流体力学的には簡単ではない。それは、実際の葉においては葉端での気流の巻き込み、乱流への遷移、気流に対する葉の角度、葉のはためきなどが影響するためである<sup>37)</sup>。しかし、このような場合の境界層抵抗値は理論値よりもかなり小さい値になるとされており、特に野外条件下では境界層抵抗の影響はあまり大きくないことがわかっているので、風が葉幅方向に吹くものと仮定して、ここでは簡単のため次のような理論式を用いた。

$$r_{ah} = 3.00 \times 10^2 (L/u)^{1/2} \quad (5.6)$$

ここで、 $L$ ：葉幅の代表値(m)， $u$ ：風速(m sec<sup>-1</sup>)。なお、これは気流方向に対して十分巾の広い平板の、しかも層流境界層における拡散抵抗の理論式である。

さらに、長波放射フラックスの収支 $R_l$ は Stefan の放射則から基本的には次式で表わされる。

$$R_l = 2\sigma \{ \varepsilon_l (t_l + 273)^4 - \varepsilon_a (t_a + 273)^4 \} \quad (5.7)$$

ここで、 $\sigma$ ：Stefan-Boltzmann 定数， $t_l$ ：葉温(℃)， $t_a$ ：気温(℃)， $\varepsilon_l$ ：葉の放射率， $\varepsilon_a$ ：周囲環境の放射率である。なお、式(5.7)は、葉に入射する放射エネルギーはすべて周囲温度と平衡した物体からの放射エネルギーに等しいと仮定して得られたものである。しかし、本実験で対象にしている群落上層の葉については、上方の片面を天空にさらしており、他の葉群からの放射エネルギーを受けているのは、基本的には下方の片面のみである。このことを考慮するために、天空放射に関する次の経験式<sup>9, 11, 4)</sup>を導入した。

$$R_l = \sigma \{ 2\varepsilon_l (t_l + 273)^4 - \varepsilon_l (t_a + 273)^4 - \varepsilon_a (t_a + 273)^4 \} \quad (5.8)$$

$$\varepsilon_a = 1.24 \{ e_a / (t_a + 273) \}^{1.7} \quad (5.9)$$

ここで、 $R_l$ ：長波放射(波長  $3\mu\text{m}$  以上)のフラックス(W m<sup>-2</sup>)， $\sigma$ ：Stefan-Boltzmann 定数， $t_l$ ：葉温(℃)， $t_a$ ：気温(℃)， $\varepsilon_l$ ：葉の放射率， $\varepsilon_a$ ：天空放射率， $e_a$ ：大気の水蒸気圧(kPa)。

以上のような諸要因間の関係を分析することによって、蒸散速度と気孔抵抗の微気象生理的な動態を考察することができる。エネルギー収支に関する以上の式(5.3)～(5.9)より、蒸散速度は葉-気温差および他の要因によって次のように表わされる。

$$Tr = \{ R_n - 6.67 \times 10^{-3} \rho C_p (u/L)^{1/2} (t_l - t_a) \} / 2\lambda \quad (5.10)$$

この式から明らかなように、もし葉温が気温とほぼ同値、すなわち  $t_l - t_a \approx 0$  が保たれるならば、上式は

$$Tr = R_n / 2\lambda = a R_a / 2\lambda \quad (5.11)$$

となり、他の条件のいかんにかかわらず、葉によって吸収された放射エネルギー $R_n$ がすべて蒸散のための気化熱として使われる。すなわち蒸散速度は吸収エネルギーに明に比例することになる。なお、式(5.7)に示したように、正味放射にも $t_l$ の項が含まれているが、 $t_l \approx t_a$ な

らば長波放射の収支  $R_l \approx 0$  となる。また、葉面の短波吸収率  $\alpha$  は葉に固有な定数とみなせるので、上記のように葉温が気温に等しい場合を仮定すれば、蒸散速度は日射エネルギーによって一義的に支配されることがわかる。

一方、もし正味放射  $R_n$ 、風速  $u$  が一定の状態ならば、上式は  $k_1$ 、 $k_2$  を正の定数として、

$$Tr = -k_1 (t_l - t_a) + k_2 \quad (5.12)$$

のように表わされ、蒸散速度  $Tr$  と葉-気温差  $(t_l - t_a)$  は負の比例関係にある。したがって、もし晴天日の日中のように光条件が比較的一定の場合だけについて考えるならば、葉-気温差は蒸散速度と負の線形関係にあり、葉-気温差は極めて明確に蒸散速度の指標になり得る。

ところで、蒸散速度は葉面における水蒸気の輸送過程として次のようにも表わすことができる。

$$Tr = K_v (e_s^* - e_a) / (r_{sv} + r_{av}) = K_v VPD_l / (r_{sv} + r_{av}) \quad (5.13)$$

ここで、 $K_v$ : 水蒸気圧から水蒸気濃度への変換係数 ( $\text{kg m}^{-3} \text{kPa}^{-1}$ )、 $e_s^*$ : 気孔内の飽和水蒸気圧 ( $\text{kPa}$ )、 $e_a$ : 大気の水蒸気圧 ( $\text{kPa}$ )、 $r_{sv}$ : 水蒸気についての気孔抵抗 ( $\text{s m}^{-1}$ )、 $r_{av}$ : 水蒸気についての境界層抵抗 ( $\text{s m}^{-1}$ )、 $VPD_l$ : 葉面飽差 ( $\text{kPa}$ )。したがって、2つの式から

$$-k_1 (t_l - t_a) + k_2 = Tr = K_v VPD_l / (r_{sv} + r_{av}) \quad (5.14)$$

が得られる。一般に、光が強く比較的一定の条件下でかつ十分水が供給されているときには、作物の蒸散抵抗 ( $r_{sv} + r_{av}$ ) は非常に小さくかつ一定である。これは気孔が全開の状態に相当する。このとき、

$$t_l - t_a = -k_1' VPD_l + k_2' \quad (5.15)$$

となり、葉-気温差は葉面飽差と負の比例関係にある。そして水ストレスがかかってくると、両者の関係は気孔抵抗の変化に伴ってこの式からシフトする。そのシフトの度合いを水ストレスの指標にしたのが Jacksonら<sup>41, 61)</sup>の  $CWSI$  である。彼らは多くの作物について水ストレスのかかっていない条件下で、大気飽差の変化に対する葉-気温差の曲線を実験的に求め、これを Base Line と呼んで  $CWSI$  を算出するための基準にしている<sup>41, 62)</sup>。ただし、ここでは日射量と風速の変化はまだ考慮されていない。しかし、晴天日が多くかつ飽差の変化幅が広い乾燥地帯では、 $CWSI$  の適用可能性は高いものと考えられる。実際、このような地帯でこそ水ストレスが多発し、またその評価法が実用的な意義を持つのである。また、計算に必要とされる測定変数の個数がすくないことは、実用的な見地からは極めて大きな利点である。このことは、有効情報を得るために必要な最小データ<sup>22)</sup> といったデータ経済の観点からも、今後の研究において考慮されるべき点であろう。

しかし、実際には多くの地域において、圃場条件下では日射量  $R_s$  と風速  $u$  が一定に近いという前提条件を設けることは難しい。したがって、ダイナミックに変化する日射量と風速をも取込んだモデルがより汎用的であり、また、より生理的な意味をもつ蒸散速度や気孔抵抗の直

接的推定の方が利用場面が多いものと考えられる。

そこで、上記のエネルギー収支関係に基づいた蒸散速度の遠隔的推定の可能性について検討した。まず、式(5.3)～(5.10)の変数のうち、葉温  $t_l$  は葉群温度  $t_a$  として遠隔推定されることについては第3章、第4章ですでに検討した。また、乾球温度  $t_a$ 、全短波放射フラックス  $R_{sw}$ 、および風速  $u$  はセンシングデータとして自動的に観測される。さらに、長波放射  $R_l$  は式(5.4)によって他の実測値から計算され、短波吸収率  $\alpha$  は定数 (0.5)<sup>26)</sup> として与えられる。また、第4章の検討結果より葉の放射率  $\varepsilon_l$  は0.98とし、 $\varepsilon_a$  についても周囲物体表面が空気と平衡状態にあるとして1と仮定した。

なお、実際のエネルギー量からみて式(5.3)における熱収支過程はおもに純放射フラックス  $R_n$  と蒸散による潜熱損失  $2 \lambda T_r$  に支配されていることがわかっている<sup>106,144)</sup>。したがって、式(5.5)や式(5.7)における誤差の影響は上記2要因のそれに比べて比較的小さいものと考えられる。また、葉幅の代表値  $L$  は各作物によってほぼオーダーが決まっており、大きくは変化せずその影響も小さいため、各作物についての推定値を用いることができる。一方、そのほかの係数は定数あるいは近似値としてはじめから与えることができる。

以上のことから、上記のモデルに作物の葉群放射温度を含む多次元センシングデータを入力することによって、非接触的にしかもリアルタイムで蒸散速度を推定することが理論的には可能となる。

さらに、上記で検討したモデルと葉面における水蒸気の輸送過程に基づいて葉の気孔抵抗を推定するモデルについて述べる。

蒸散速度は葉面における水の輸送モデルから

$$T_r = K_v (e_s^* - e_a) / (r_{sv} + r_{av}) \quad (5.13')$$

と表され、したがって蒸散の気孔抵抗  $r_{sv}$  は

$$r_{sv} = K_v (e_s^* - e_a) / T_r - r_{av} \quad (5.16)$$

によって与えられる。ここで、 $K_v$ : 水蒸気圧から水蒸気濃度への変換係数 ( $\text{kg m}^{-3} \text{ppm}^{-1}$ )、 $e_s^*$ : 気孔内の飽和水蒸気圧 (kPa)、 $e_a$ : 大気の水蒸気圧 (kPa)、 $r_{av}$ : 水蒸気の境界層抵抗 ( $\text{sec m}^{-1}$ )、 $r_{sv}$ : 蒸散の気孔抵抗 ( $\text{sec m}^{-1}$ ) である。ここで、すでに蒸散速度は遠隔的な手法で推定されることが示され、また、葉面飽差 ( $e_s^* - e_a$ ) の値は乾球温度  $t_a$ 、湿球温度  $t_w$ 、葉温  $t_l$  から決まるので、残る  $r_{av}$  を与えれば蒸散の気孔抵抗  $r_{sv}$  が得られることになる。

ところで、葉面境界層における水蒸気と熱の拡散は相似であることから、水蒸気の境界層抵抗  $r_{av}$  と熱の境界層抵抗  $r_{ah}$  とはつぎのように関係づけられる。

$$r_{av} = (\kappa / D_v)^{2/3} r_{ah} = 0.921 r_{ah} \quad (5.17)$$

ここで、 $D_v$ : 水蒸気の分子拡散係数、 $\kappa$ : 熱の拡散係数。したがって、式(5.17)を式(5.16)に代入すれば水蒸気の境界層抵抗  $r_{av}$  が決まり、水蒸気についての気孔抵抗  $r_{sv}$  が求められ

る。このモデルが実際に適用可能であれば、多次元センシングデータによって蒸散速度だけでなく気孔抵抗をも遠隔的にモニタできることになる。

#### b. 蒸散速度および気孔抵抗の評価モデルの実験的検討

ここでは前項で導かれたモデルを実験データに適用し、モデルの有効性を検証するとともに計測上の諸問題について論議する。

まず、実験Ⅰでトウモロコシについて得たデータを用いて、上記モデルによる推定値と実測値を比較検討した。結果を図5.1に示した。remote-Tr は多次元センシングデータを上記モデルに代入して求めた蒸散速度の推定値を示し、porometry-Tr は定常ボロメータを用いて同時に実測した蒸散速度を示す。両者は1:1からはやや離れているが、両者の間には  $0.95^{**}$  という高い相関係数をもつ直線回帰が得られており、本報で展開したようなモデルを利用して、蒸散速度に関する情報をリアルタイムで遠隔的に推定することが可能であると考えられた。なお、ここで示した例は品種TX41についての結果で、両日とも平均風速が  $1.6\text{ m s}^{-1}$  であったが、他の条件下にもほぼこの直線上に分布した。

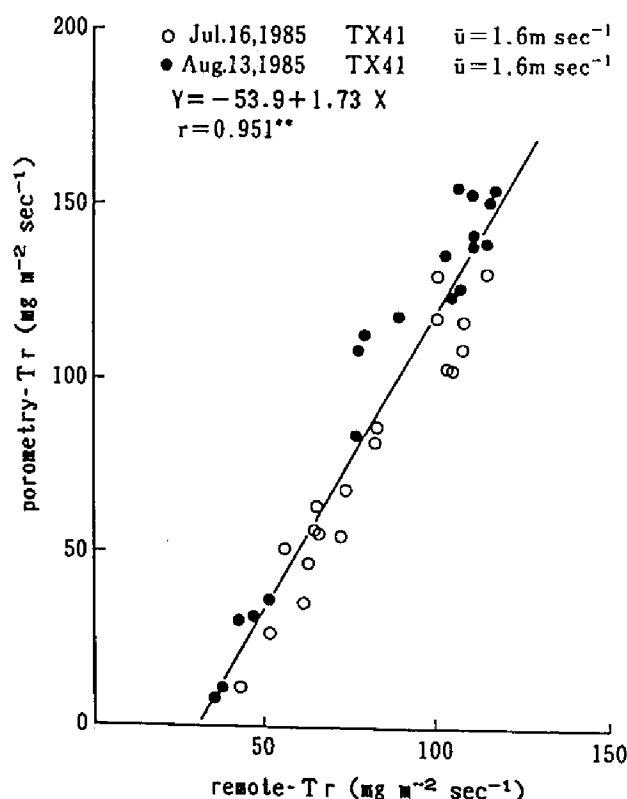


図5.1 エネルギー収支モデルに基づいた蒸散速度の推定値とボロメータによる蒸散速度測定値の比較—トウモロコシの場合—

つぎに、実験Ⅱにおいて得られたワタのデータについても同様の検討を行った。まず、実験Ⅱにおける測定時刻およびそのときの各微気象要因の変動範囲について図5.2に示した。測定時刻は8時30分頃～17時30分頃までのほぼ11時間であった。全短波放射エネルギーは約150～1000  $\text{W m}^{-2}$  の範囲で、150  $\text{W m}^{-2}$  は曇天時の日中、1000  $\text{W m}^{-2}$  は快晴時の日中の値で、晴天の夕方には300～400  $\text{W m}^{-2}$  程度の値をとった。風速の範囲は約0.3～3.6  $\text{m s}^{-1}$  であった。この実験で用いた風速計は風杯型のもので測定下限値は0.5  $\text{m s}^{-1}$  であったにもかかわらず、測定下限以下の値を含んでいるのは図中の点がボロメータによる測定期間（約3～5分間）の平均値であるためである。しかし、この風速計の指示値が0  $\text{m s}^{-1}$  の場合にも実際には微風があることや、風速の変動を均平化する意味でも、平均値が0.3  $\text{m s}^{-1}$  程度の範囲までこのデータが利用できるものと判断した。気温は30～42℃の範囲であった。一方、大気飽差の変動範囲も約2～7 kPaと広がった。

以上のような条件下で測定されたセンシングデータを蒸散速度の推定モデルに入力して、熱収支の各構成成分ならびにワタの蒸散速度を試算した。まず、葉面における蒸散速度、気孔抵抗以外の熱収支のおもな成分である顕熱、長波放射エネルギー収支、および境界層抵抗を図5.3に示した。顕熱は葉-気温差と風速に依存して、約50～-400  $\text{W m}^{-2}$  の範囲で変動しており、ほとんどの場合に符号が負、すなわち外気から葉身への熱伝達が起こっている。しかも全短波放射エネルギーが平均600  $\text{W m}^{-2}$  程度であることからみて、その20～50%に相当する比較的大きな顕熱輸送が行われていることがわかる（図5.3a）。境界層抵抗抵抗は、風速に依存して60～160  $\text{s m}^{-1}$  の範囲で変動した。境界層抵抗は気孔抵抗に比べて一桁小さいとされており<sup>36)</sup>、ボロメータによる気孔抵抗の変動範囲が50～1500  $\text{s m}^{-1}$  であることからみてほぼ妥当な範囲にあると考えられる。しかし、十分灌水され気孔が全開に近い状態では、境界層抵抗と気孔抵抗はほぼ同程度のオーダーになっており、境界層抵抗の支配力が相対的に大きくなっている（図5.3b）。長波放射エネルギー収支は葉温、気温および空気湿度によって支配されており、その範囲は60～250  $\text{W m}^{-2}$  であった。この値が正であることはすなわち葉身から外部へエネルギーが流出していることを意味しており、本実験ではほとんどの場合、顕熱の流れと逆方向でその大きさは約半分程度であった。すなわち、全体的なエネルギー収支に対する影響は、顕熱の変化の約半分、かつ方向が逆で相殺するため、結局全体的なエネルギー収支を最も強く支配しているのは全短波放射エネルギーと蒸散の潜熱であることがわかる（図5.3c）。

つぎに、モデルによる蒸散速度の試算値と、ボロメータによる測定値の比較を図5.4と図5.5に示した。図5.4に示したある一日（通日、DOY=212）の例においては相関係数が0.71<sup>\*\*</sup>、一方、図5.5に示した2か月にわたる12日間の全データでは0.77<sup>\*\*</sup>であった。相関係数はいずれもあまり高くないが、実験Ⅰのトウモロコシについて得られた結果と同様一定の直線関係が認められた。また、ほぼ原点は通るものの1:1からはかなり外れており、常に



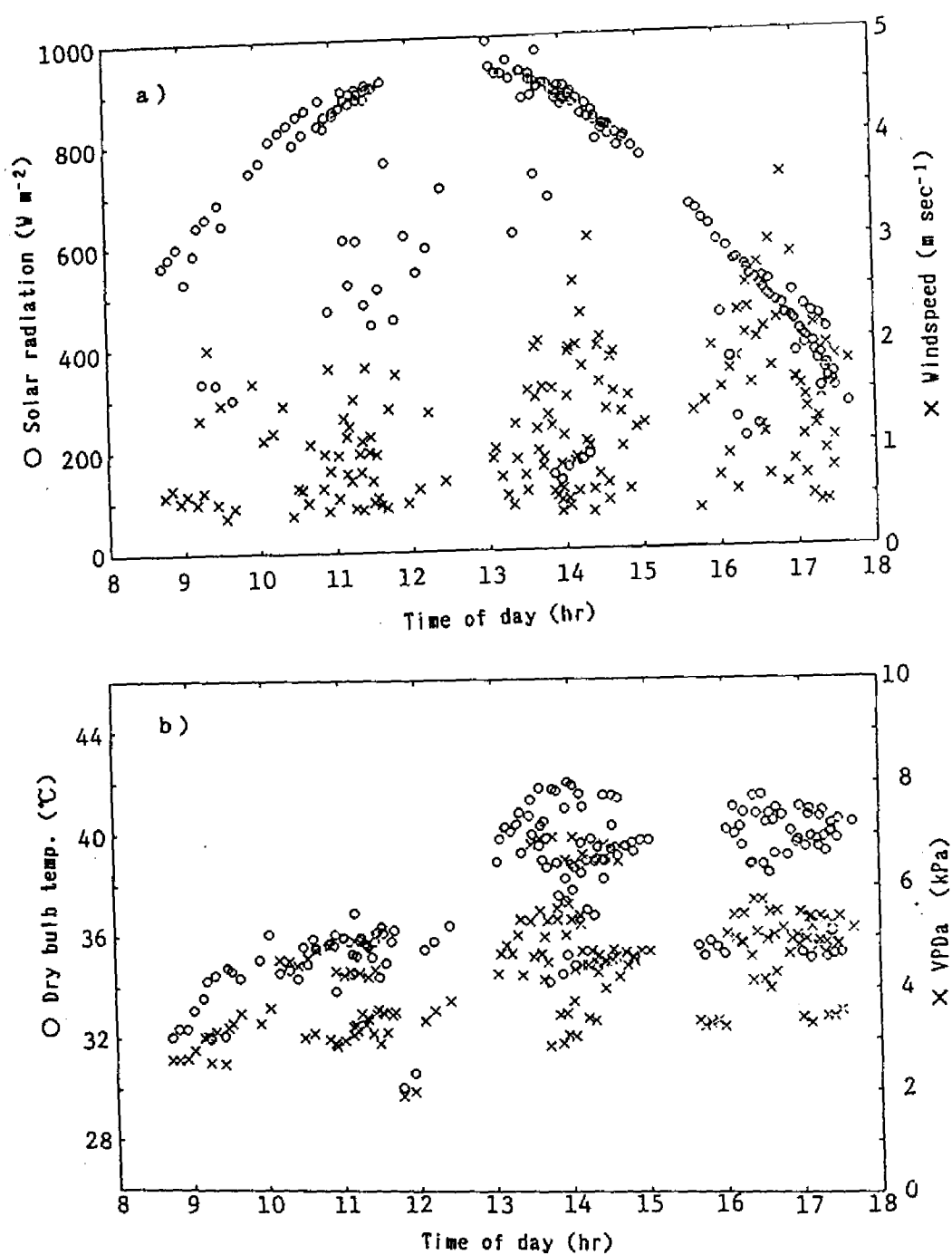


図5.2 測定時刻と測定時の微気象要因の範囲と変動, a) 全短波放射および風速, b) 気温および大気飽差

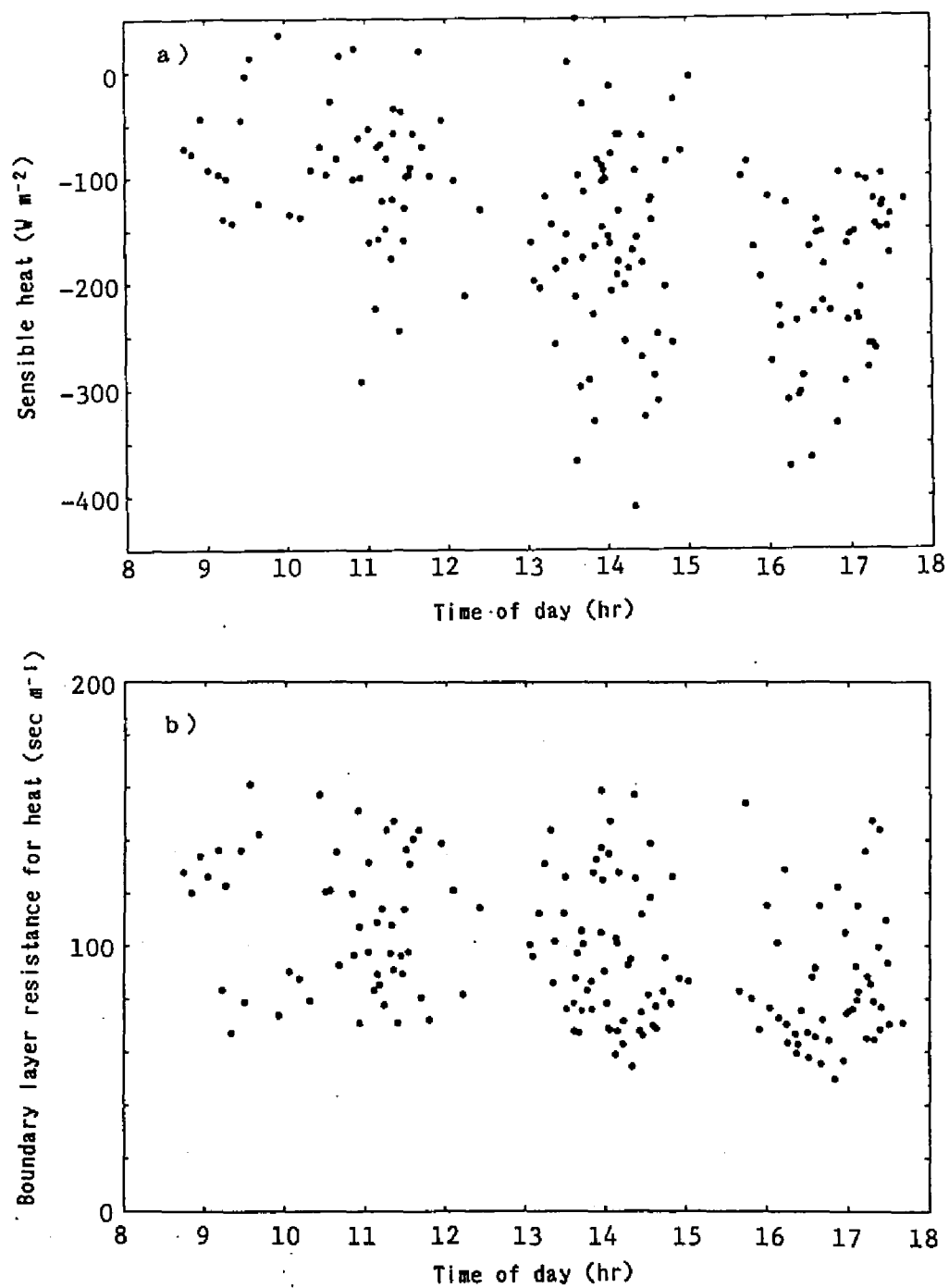
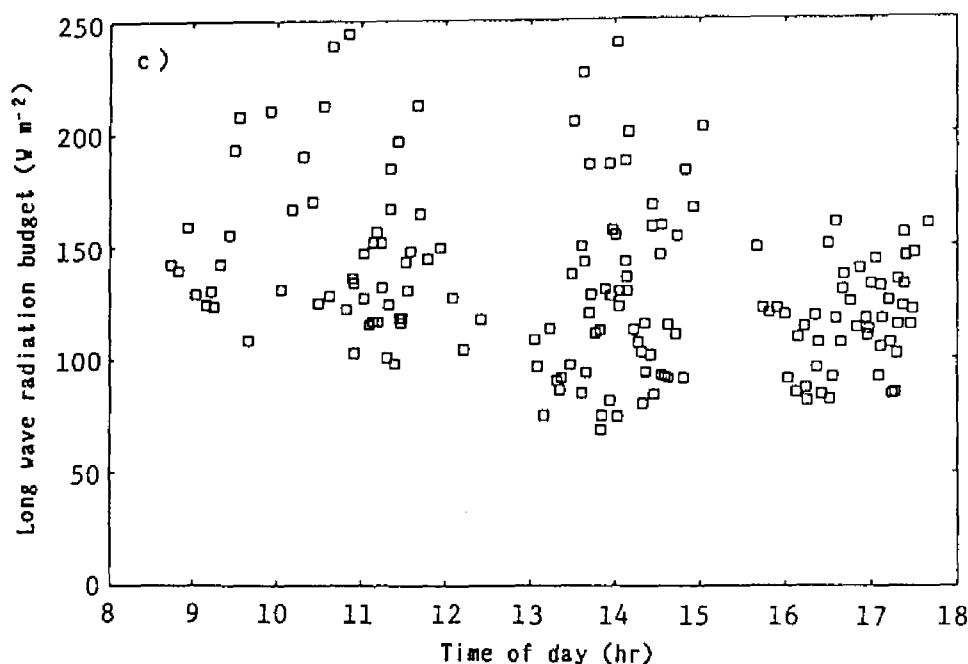


図5.3 a) 顕熱, b) 熱についての境界層抵抗, および c) 長波放射収支の各推定値



ボロメータによる測定値の方が大きかった。この点も前節でトウモロコシについて得られた結果と同一傾向にある。なお、実験ⅠとⅡに適用したモデルは長波放射の収支に関する式が部分的に異なっており、トウモロコシのデータについては式(5.7)、ワタのデータについては式(5.8)が用いられた。この違いはトウモロコシで得られた直線(図5.1)が原点を通過しなかったことに関係しており、天空放射を考慮した式(5.8)を用いる方がより妥当であることが確認された。

ところで、以上に示した結果(図5.1, 図5.4および図5.5)における点のバラツキや回帰直線が1:1の直線上にのらない原因として、以下のような共通的な問題点が考えられる。まず、実測値側の問題としては以下の点があげられる。(1)ボロメータによる実測値は葉の裏側だけの値であることや、反復数が限られていることなどのために、ボロメータで得た値が群落上層の葉群の蒸散速度を完全には代表し得ないと考えられる。(2)ボロメータによる実測値は葉の裏側だけの値であるのに対して、モデルによって推定される値は表裏両面の平均値である。このため、葉の両面に気孔がどのような比率で分布しているかによって、両者の比較結果が大きく異なる可能性がある。(3)ボロメータの葉チェンバ内の微気象条件が外気のそれと異なり、したがって外気条件下での蒸散速度とチェンバ内のそれは必ずしも等しくない。実際、葉チェンバ内外の空気湿度の比較を図5.6に示した。ほとんどの場合、葉チェンバ内

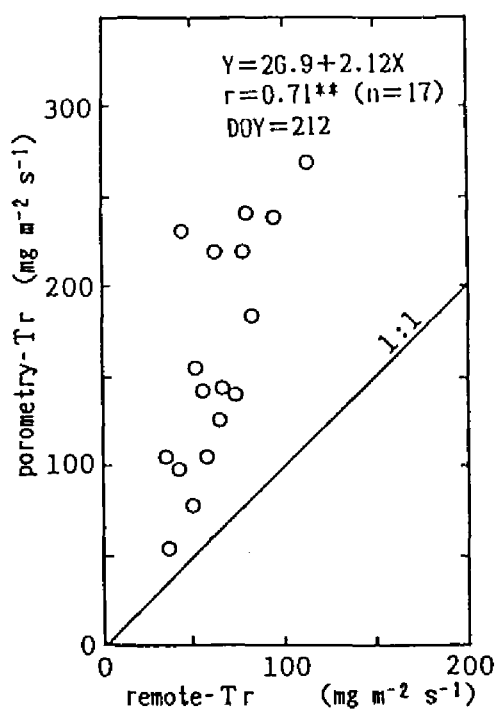


図5.4 熱収支モデルによる蒸散速度の推定値とポロメータによる測定値のある一日における比較-ワタの場合-

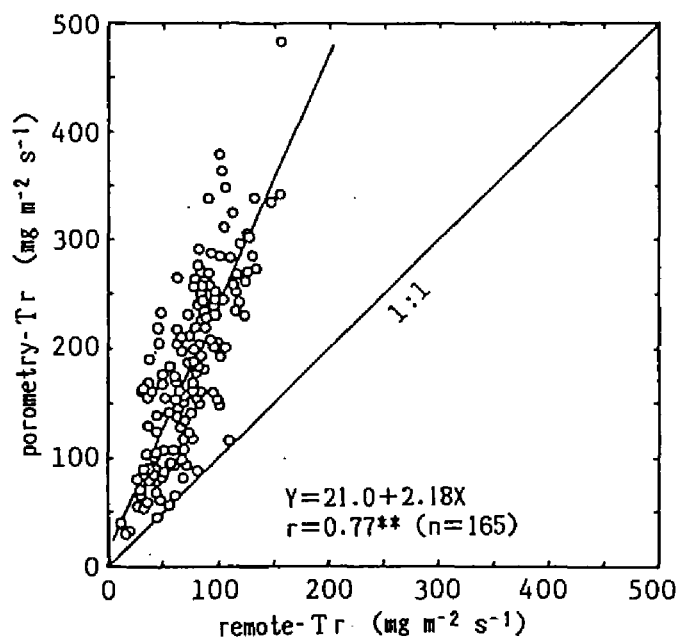


図5.5 熱収支モデルによる蒸散速度の推定値とポロメータによる測定値の比較-ワタの場合-

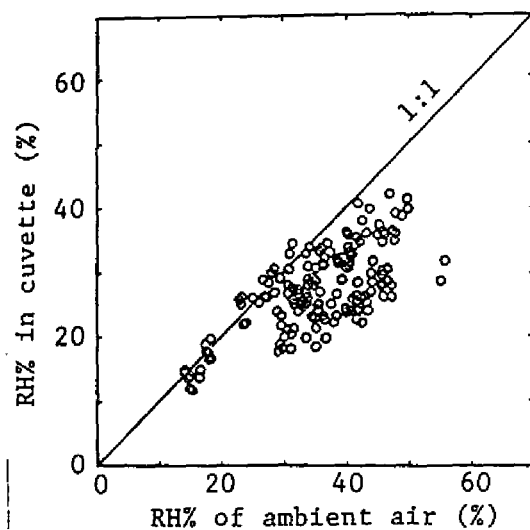


図5.6 外気湿度とボロメータ葉チェンバ内の湿度の比較

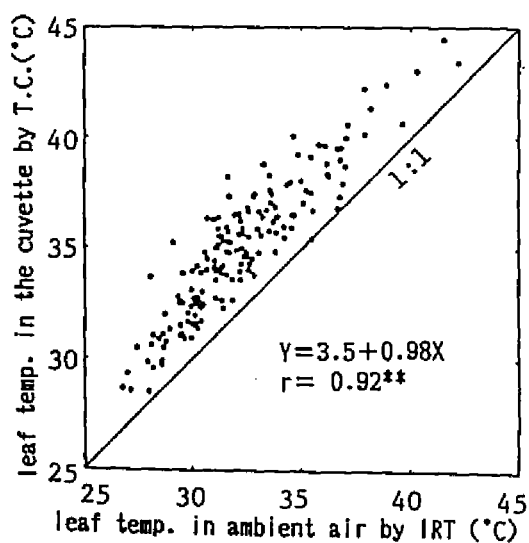


図5.7 外気での葉温とボロメータ葉チェンバ内の葉温の比較

の空気湿度は外気のそれよりも低く、したがって大気飽差はチェンバ内の方が大きい。蒸散の駆動力が飽差であるため、チェンバ内の条件では蒸散速度は外気でのそれよりも高められると推定される。また、葉チェンバ内外の葉温を比較すると(図5.7), 両者は平行的に変化するものの常にチェンバ内の葉温の方が高く、これも、蒸散速度を増加させる方向に作用すると推定される。すなわち、ボロメータによる蒸散速度は実際よりも高めに出ることが多く、ボロメータによる測定値を用いるにあたっては葉チェンバ内の微気象と外気微気象との関係に注意を要する。一方、モデル側の問題として、(1) 各変数の時定数の違いをほとんど考慮しておらず瞬間的な値をおもに利用している、(2) 境界層抵抗の与え方を単純化した、(3) 気温や大気の水蒸気圧によって変化する定数や放射率などを 25℃ 付近の定数として与えた、などの点がある。しかし、実際に圃場群落において葉からの蒸散だけを厳密に測定することは既存の方法では実現されていないし、各変数の時定数をすべて考慮することも現状ではきわめて困難である。また、影響の比較的小さい項を厳密に算出することも本論では不必要であると思われるので省略した。

前述したように、このモデル計算では式(5.4)の全短波放射 $R_s$ を実測、長波放射 $R_l$ を式(5.6)によって他の実測値から計算、短波吸収率 $a$ を定数として与えている。しかし、純放射フラックス( $R_n$ ) センサを使えば群落レベルでの純放射はすべて一括して(5.4)式の $R_n$ として求めることができる。これを用いれば葉身レベルでの純放射フラックスを推定、あるいは補正することが可能であろう。また、ここでは近似値として与えた定数も、なんらかのモデル化によって変数として考慮することが可能である。さらに、各種の物理定数を気温等の関数として組み込むことも実際上は容易である。現在、計算機上ではほぼいかなる計算も短時間に処理することが可能であるので、実用的な装置化を図る場合には、このような方法により細部まで数式モデルとして与えることによって推定精度はさらに向上すると考えられる。

いずれにしても、2種類の方法で測定または推定された蒸散速度の間には、一定の対応関係があるため、圃場における作物の蒸散速度に関する情報を上記モデルによって把握できる。また、本論で示したモデルでは、作物に固有なパラメタを使っていないので、理論的には原則として適用できる作物の範囲は広いと考えられる。今後、このモデルに上述したようなセンシングデータの与え方などの若干の改善を加え、他の作物、他の条件でのデータ蓄積を進めることが必要である。しかし、基本的には本実験で検討したような手法によって、蒸散速度に関する情報を、リアルタイムで遠隔的に獲得できる可能性が明らかとなった。

なお、従来の蒸発散、蒸散速度の測定法として、ライシメータを使う方法<sup>111, 159)</sup>、ボーエン比熱収支法<sup>7, 99)</sup>、ヒートパルス法<sup>128)</sup>、ボロメータ法<sup>5, 74, 112, 159, 163)</sup>などいくつかの確立された方法がある。しかし、いずれも特殊な装置や土壌状態での測定、接触的ないし破壊的な測定、あるいは蒸発散全体のための測定に限られている。一方、Jacksonら<sup>88, 114)</sup>は遠隔的

に得られる葉群温度を群落における熱収支モデルに利用し、広域的な蒸発散を推定する試みを行っており、圃場表面からの蒸発散全体をかなり高い精度で遠隔的に推定している。本報では圃場群落における作物個体の活性診断の観点から、個葉・葉群における蒸散速度の推定を試みた。このようなモニタリング手法は従来の方法に比べて、遠隔的、非破壊非接触、広域的、瞬間的、省力的などの利点を持っており、栽培管理場面への適用がより容易であると考えられる。

一方、気孔抵抗についての結果を図5.8と図5.9に示した。相関係数はある一日についての結果（通日，DOY=212）では  $0.96^{**}$ 、全データについても  $0.88^{**}$  と、比較的高い値が得られた。しかも、気孔抵抗の場合には予測値と実測値が1:1の直線にきわめて近い回帰関係にあった。気孔抵抗の微気象変化に対する応答時間よりも測定に要する時間の方が短いことを考慮すれば、ポロメータによる測定値は外気における値を維持していると考えられる。すなわちポロメータ方式では、蒸散速度の測定値は葉チェンバ内の微気象変化の影響を大きく受けるのに対して、気孔抵抗はあまり変化しないため、気孔抵抗の測定値の方が信頼性が高いものと思われる。これらのことから、本モデルによって、実際圃場における気孔抵抗を推定できる可能性が大きい。なお、気孔抵抗の場合には蒸散速度よりもチェンバ封入の影響を受けにくいと考えられるが、両推定法の比較する上での問題点は、蒸散速度について検討したのと同様である。

しかし、前述したように現段階で上記の諸問題を回避することは容易ではない。とくに、蒸散速度については外気条件における値を定量することが重要で、蒸発散を蒸散と蒸発に分離して測定することが不可欠である。これは従来のライシメータのような方法では困難であるが、蒸散速度を重量変化で直接把握できるような、なんらかの実験系を作ることが望ましい。すくなくとも、手法間の相対的な比較が可能になるようなモデル葉実験系が必要であろう。それに

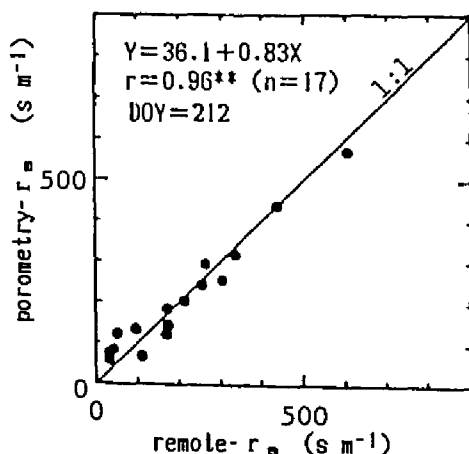


図5.8 熱収支モデルによる気孔抵抗の推定値とポロメータによる測定値のある一日における比較—ワタの場合—

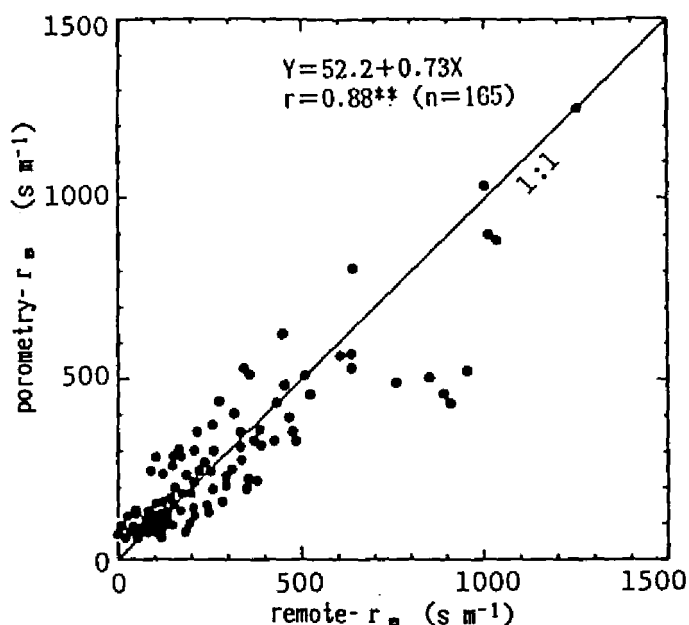


図5.9 熱収支モデルによる気孔抵抗の推定値とポロメータによる測定値の比較—ワタの場合—

基づいてモデルの改善を図る一方、さらに他の作物についても、広い条件範囲でデータ蓄積を進め、適用可能性等について検討することが必要である。

以上、本章では、作物からの電磁波的作物生体情報の一つである葉温を含む多次元センシングデータを環境生理学的な機構モデルに結びつけるという方法で、蒸散機能の遠隔的な推定を試みた。その結果、このような方法で蒸散速度および気孔抵抗に関する情報を遠隔的にモニタリングできる可能性のあることが明らかになった。



## 第6章 土壤乾燥および大気飽差が作物の 蒸散速度、気孔抵抗に及ぼす影響の 微気象生理学的解析

前章においては、群落あるいは葉身の温度（輝度温度）と、気温、飽差、日射量等の気象データを同時計測することによって、蒸散速度や気孔抵抗をリアルタイムで遠隔的に推定する方法が検討され、その可能性が示された。このような遠隔的モニタリング手法は非破壊非接触、定量的、リアルタイム、省力的などの特徴的な利点をもっているため、作物生育の診断と予測、さらには実際の作物の栽培管理や収量予測にとって有用な情報源になりうると考えられる。とりわけ、栽培管理にとっては、蒸散速度、気孔抵抗などによって生理的機能の変化が検出された場合、その原因となっている要因とストレス強度を定量的に推定し、技術的対応に結びつけることが基本的に重要である。

土壤水分状態は土壤肥沃度とともに、栽培管理によって制御可能な要因の一つであり、作物の生理的機能を通して見た土壤水分状態の定量的評価は、灌漑管理上必要な情報である。これについては乾燥地を中心に、作物に対する水ストレスについての研究がさかんで成果も多い<sup>82, 82, 119, 152, 153</sup>。しかし、微気象—作物間の多要因が複雑に関与しているため、各要因間の相互関係のメカニズムを体系的・理論的に追及した研究は比較的少ない（図1.2参照）。一方、最近、気孔抵抗や光合成活性は、葉の水ポテンシャルや膨圧よりも、根系域の土壤の水分状態により直接的に関係していることを示す報告が増えつつある<sup>28, 143, 153</sup>。すなわち、根系が根圏領域の水分状態に対するセンサ的な役割を持っていることが示唆されており<sup>8, 153</sup>、今後、土壤水分状態が生理的機能に作用するメカニズムについての検討が必要と考えられる。さらに、圃場とガラス室の個体では環境生理学的な性質が大きく異なることが指摘されている<sup>73, 119</sup>、圃場における長期間の実験によって、環境要因の変動に着目しつつ生理的機能と土壤水分状態との関係を調べた研究はみられない。

一方、大気的水分状態は蒸発要求強度（Evaporative Demand of Atmosphere）として、蒸散速度そして作物の水分状態に影響する。また、大気湿度が直接的に気孔の開閉に関与している可能性も指摘されている<sup>3, 84, 87, 127</sup>。

以上のような背景にたつて、本章では圃場条件下におけるコムギ群落について、蒸散速度と気孔抵抗に対する土壤乾燥ならびに大気飽差の影響について検討した。すなわち、蒸散速度や気孔抵抗に影響する環境要因のうち、土壤および大気的水分状態に着目して、その影響の検出と強度の推定に関する基礎的検討を行った。材料として圃場に栽培されたコムギ群落を用い、全生育期間について同時計測された土壤・微気象データおよび作物データを解析した<sup>55</sup>。

## 6. 1 材料と方法

栽培方法と処理：US-Water Conservation Lab. (Phoenix, USA) の実験圃場において 12月中旬に播種された 6 品種の春播コムギ (*Triticum aestivum* L.; 'Ciano79', 'Genaro81', 'Pavon76', 'Seri82', 'Siete Cerros66', 'Yecora70') を用いた。圃場規模は各区 12 m × 5 m で 6 品種 3 灌水处理の計 18 区、土壌は微砂質壤土 (Avondale loam) であった。播種方向は南北で、0.18 m 間隔で条播された。1 月 4 日に全区灌水し、その後灌水区 W と 2 種類の乾燥処理区 D1, D2 を設けた。W 区に対しては 2 月下旬、3 月中旬、4 月上旬、5 月上旬に灌水した。D1 区に対しては 4 月中旬に 1 回、D2 区に対しては 2 月上旬と 4 月上旬の 2 回灌水した。灌水量は各回それぞれ 80~100 mm であった。このほか降雨の影響が若干あるが、各区の土壌水分の状態は後述するように、中性子土壌水分計によって全生育期間にわたって連続的に測定したので、その実測値をもって土壌水分処理の効果を確認した。収穫時期は 6 月上旬であった。なお、データ解析にあたっては 6 品種のうち草型の最も異なる 'Ciano79' (直立葉タイプ) と 'Yecora70' (水平葉タイプ) についてのデータを用いた。

土壌・微気象環境と作物の計測：全実験期間にわたって乾球温度と湿球温度、および日射量を 1 分間隔で測定し、それから計算される 30 分毎の平均値を解析に用いた。また、乾湿球温度から大気飽差を算出した。土壌水分状態は中性子土壌水分計による体積含水率として測定された。体積含水率は 2~3 日に 1 回の頻度で、土壌深度 0~170 cm にわたって層別 (8 層) に測定された。そしてその実測値から相対的な体積含水率 (ESWF: Extractable Soil Water Fraction) を求めた。なお、中性子土壌水分計による体積含水率の測定については第 2 章第 6 節に詳述した。ESWF は各区全期間において各土壌深度層における最低含水率を下限 (0 %) とし、灌水 1~2 日後の圃場要水量に相当する状態での平均含水率を上限 (100 %) として線形的に算出された。したがって、ESWF は各時点において土壌中に残っている利用可能な水の量の直接的な指標である。解析には深度 0~110 cm の平均値を用いた。なお、圃場要水量での平均含水率を 100 % としているために、灌水直後には 100 % を越えている場合がある。

作物の蒸散速度および気孔抵抗は定常ポロメータ (Li-Cor, LI-1600) によって 3 月 10 日~5 月 20 日 (通日で 69~140, 以下同様) の間、ほぼ隔日に測定された。測定時刻は各日に 1 回、日中の 13:00 ± 30 分とした。これらの測定は群落表層の直射光を受けている葉について各区 6 反復測定され、解析にはその平均値を用いた。

また、コムギ圃場の分光学的な情報が 1 月中旬から 5 月下旬にわたって、1 日ないしは 2 日間隔で測定された。測定装置は MMR (Barnes) で可視~熱赤外までの範囲に 8 バンドを持っており、分光反射特性および葉温データが測定された (センサの詳細については第 2 章第 3 節参照)。測定は天頂方向から各区 10 反復以上とした。なお、本解析にあたっては、背景と

## 6.2 結果と考察

## a. 土壌・微気象要因および蒸散速度、気孔抵抗の推移

土壌深度別にみた ESWF のプロファイルの代表的な形を図 6.1 に示した。全区ともまだ同様の土壌水状態にある 21 日には、0~110 cm の平均値はともに 90 % 前後で、各区とも土壌深度方向の変化が比較的小さくプロファイルはほぼ同様である。98 日には D2 区が W 区と D1 区の間中に位置し、131 日には D2 区が D1 区に接近し、かつ両区とも約 10 % 程度の低い値に達している。なお、ESWF の層別分布すなわちプロファイルの形は必ずしも保たれず、98 日と 131 日にみられるように表層と深層では大きく異なる場合があった。ESWF の層別分布は、地上からの降雨・灌水、地表からの蒸発、地下への浸透、根系による吸水によって決まる。根系による吸水は根の分布と吸水能力によって決まるが、根の分布と吸水能力はさらに生育ステージ、ストレス履歴による形態的生理的な差などによって変化する。たとえば W 区において、98 日の 50~90 cm と 131 日の 70~110 cm にみられる ESWF の低下は根系による吸水域の分布を示唆している。このように、ESWF の層別分布の決定過程はきわめて複雑であり、土壌乾燥程度の作物生理に対する影響を、圃場条件下において定量的に評価する際の大きな誤差要因となる。しかし、基本的には、作物の生理的活性における変化を検出できれば、それによ

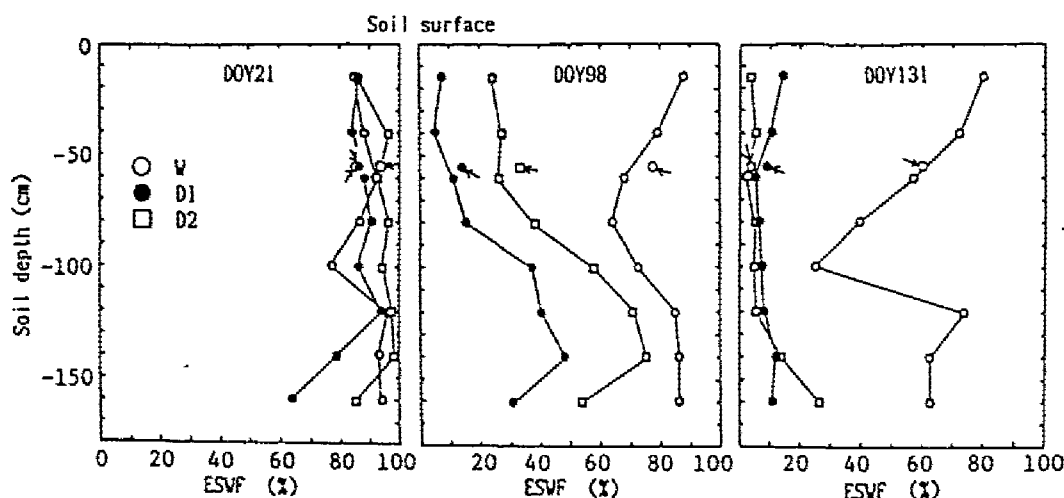


図 6.1 可利用土壌水分率 (ESWF) の垂直分布例

注) 矢印はそれぞれ深度 0~110cm の平均値。

って環境ストレスを評価することは可能であると考えられる<sup>69)</sup>。なお、ここではコムギの根の分布深さを 0~110 cm として<sup>124)</sup>、この範囲の平均値を土壌水分の代表値として用いた。

ところで、ESWF は各時点において実測された体積含水率を相対化したものであり、ここでは圃場において作物が利用できる水の残量の代表値とみなした。しかし、土壌からの水の離れにくさは、本質的には土壌の水ポテンシャル $\psi_{soil}$  によって表わされる。また、 $\psi_{soil}$  と ESWF は線形関係になく、土壌が乾燥し ESWF が小さくなるにつれて、 $\psi_{soil}$  は指数関数的に低下する。すなわち、土壌乾燥程度が強くなるほど、ESWF は $\psi_{soil}$  に比べて乾燥ストレス程度を過小評価することになる。これらの点を考慮すると、作物が水を獲得する際の抵抗は $\psi_{soil}$  によって、より正確に評価されると思われる。しかし、実際に作物の吸水対象となる圃場要水量以下 $\sim -15$  bar 程度の不飽和な土壌においては、水ポテンシャルを水移動に直接結びつけることは困難で、むしろ土壌の含水量を水利用と関係づける方がよいとされている<sup>23,125)</sup>。また、現在の測定法では $\psi_{soil}$  の経時的測定は困難である。さらに、ESWF は灌水量との関係が極めて明確であり、実際の栽培管理に結びつけやすいことも ESWF の利点である。

実験期間中の各区における相対的な体積含水率 (ESWF) の推移を 図 6.2 に示した。灌水処理区 (W) の ESWF は収穫期直前を除き 50~110 % とつねに高く推移し、利用可能な

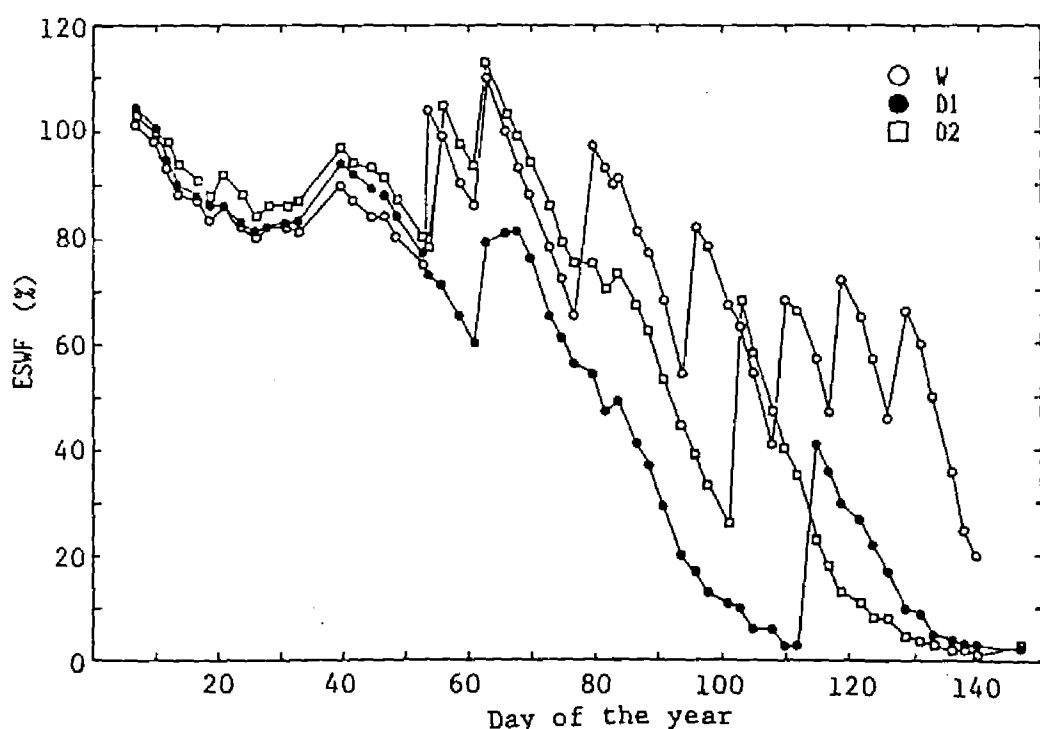


図 6.2 各灌漑処理区における ESWF % の推移

水は土壌に十分含まれていたとみなせる。他の2つの乾燥区(D1, D2)では、生育初期はW区と同様の経過をたどったが、D1区では約50日(2月19日)以後、D2区では約80日(3月21日)以後それぞれの灌水程度によって、弱度～強度の土壌乾燥ストレスを異なる時期に受けたことがわかる。図のように、ESWFは灌水時を除けばゆっくり変化するため、測定値のない日についてのデータが必要な場合には、前後の測定値から補間して求めた。なお、3月20日頃は葉面積指数がほぼ最大の時期に相当した。

一方、大気飽差は日射量や風速、気温などとともに大きく変動し、かつ1日1回の測定であるため、日によって0.5～3.5 kPaと大きく変動した。大気飽差は生育期後半である5月上旬から上昇する傾向がみられたが、これは気温の上昇に連動した変化である。また、測定が好天の日中に行われているため、日射量は高く比較的安定しており、以下の論議も光が制限要因になっていない状態で測定を前提としている。

蒸散速度は後述するように飽差、日射量、気孔抵抗などによって決まるため、各区とも非常に日変動が大きかった。一方、気孔抵抗は日中の光条件のよい状態での測定値であるため、基本的には極めて小さく推移した。特にW区ではほぼ全期間にわたって50～300 s m<sup>-1</sup>程度に推移し、気孔抵抗に対する土壌水ストレスの影響はほとんどなかったと推察された。

#### b. 土壌乾燥、大気飽差とコムギの蒸散速度、気孔抵抗および葉群温度の関係

##### 蒸散速度と土壌水分

ESWFおよび大気飽差の関係を、それぞれ図6.3と図6.4に示した。ESWFと蒸散速度はD1区で最も相関が高く、D2区でも高ESWF側を除いて比較的高い正の相関関係が認められる。それに対してW区ではまったく関係がみられない。

一方、大気飽差と蒸散速度の間には、D1区、D2区では一定の関係がみられないのに対して、W区では比較

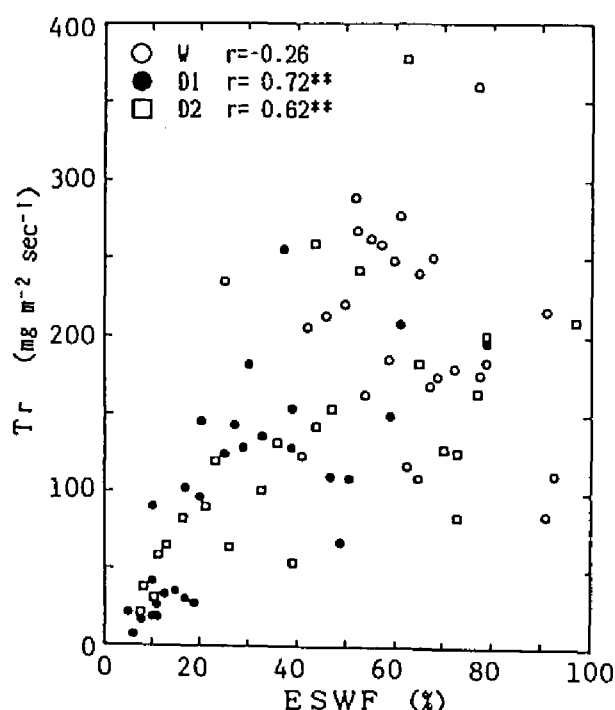


図6.3 コムギにおける蒸散速度とESWF%の関係

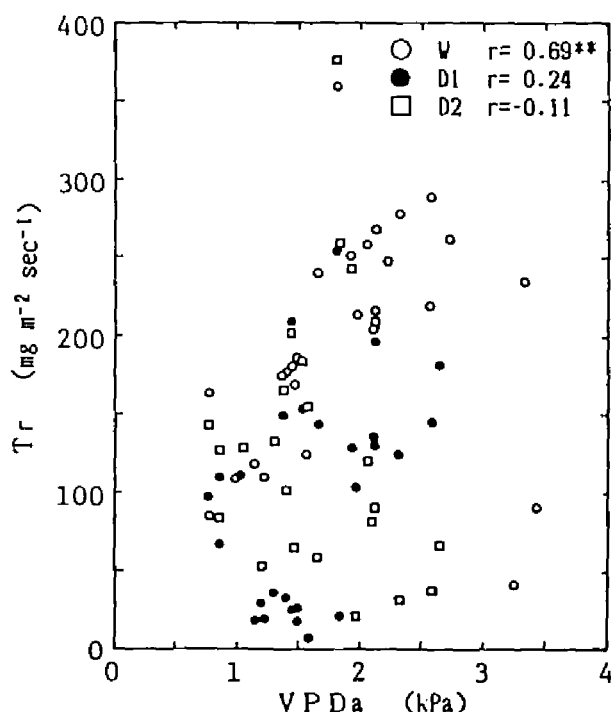


図6.4 コムギにおける蒸散速度と大気飽差の関係

的高い正の相関関係が認められる。すなわち、 $ESWF$ が約40 %以上のときには、土壤水分が蒸散速度に対する制限要因にはならず、次式において気孔抵抗 $r_a$ が小さくて一定なため飽差（厳密には葉面飽差 $VPD_i$ ）が蒸散速度 $Tr$ を律速していることが顕在化する。

$$Tr = K_v \cdot VPD_i / (r_{av} + r_{sv}) \quad (5.11)$$

ここで、 $Tr$ : 蒸散速度、 $K_v$ : 定数、 $VPD_i$ : 葉面飽差、 $r_{sv}$ : 気孔抵抗、 $r_{av}$ : 境界層抵抗。逆に  $ESWF$ が約40 %以下のときには土壤水分が蒸散速度を律速しているようにみえる。

つぎに気孔抵抗と土壤水分 $ESWF$ および大気飽差の関係を、それぞれ図6.5と図6.6に示した。 $ESWF$ と気孔抵抗の間には極めて明瞭な関係がある。気孔抵抗は  $ESWF$ が約40 %まではほとんど $ESWF$ の低下に影響を受けずかつ非常に小さいが、それ以下になると $ESWF$ の低下にともなって反比例的に増加し、約5 %では極度に大きくなる。これは土壤の給水力  $ESWF$ が低下していくのに対して、葉面飽差 $VPD_i$ および次式で表わされる蒸発熱、

$$2\lambda Tr = R_n - H \quad (5.3)$$

の供給量が十分大きいために体内水分が低下し、気孔抵抗が大きくなるためと考えられる。ここで、 $\lambda$ : 水の気化潜熱、 $Tr$ : 蒸散速度、 $H$ : 顕熱のフラックス、 $R_n$ : 正味放射フラックス（葉身での全短波、長波放射の入出収支）。また、気孔が土壤水分状態に関する情報を根系が

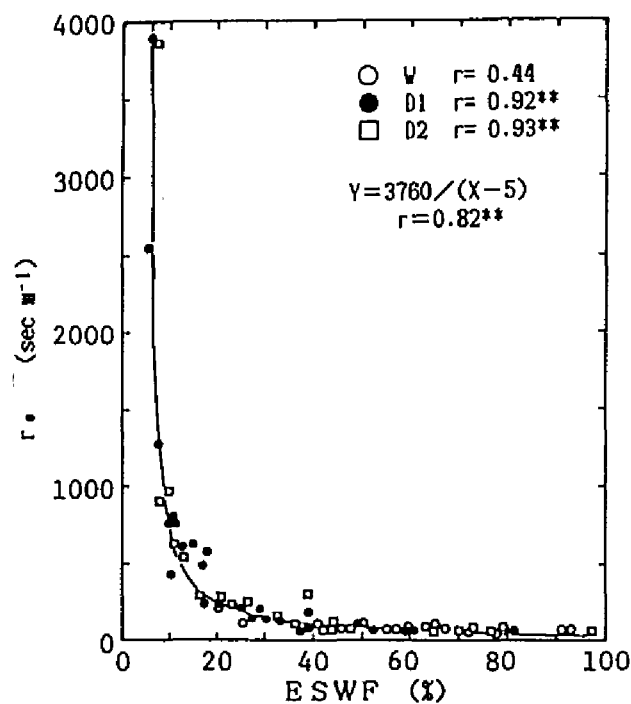


図6.5 コムギにおける気孔抵抗とESWF%の関係

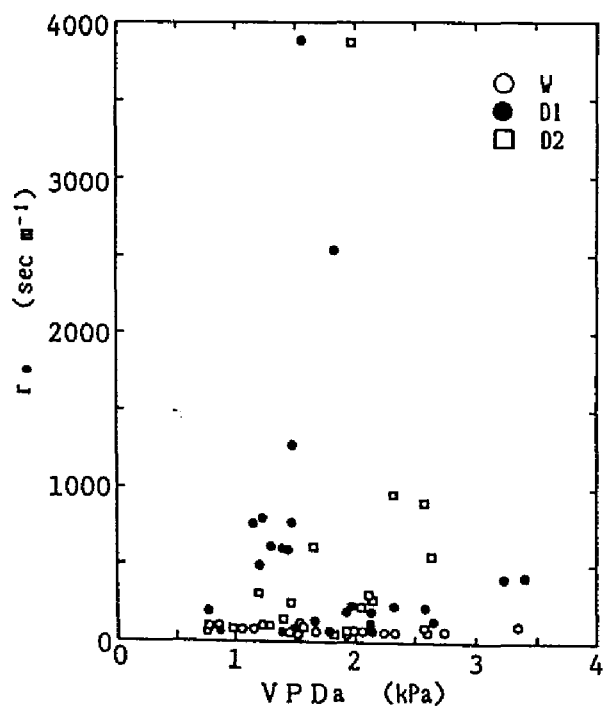


図6.6 コムギにおける気孔抵抗と大気飽差の関係

ら受けて、直接的に反応している可能性も示唆されている<sup>8, 26, 143, 153</sup>). いずれにしても、図6.3で認められた土壤乾燥ストレスがかかっているときの土壤水分と蒸散速度の比例的関係は、土壤水分の気孔抵抗に対する影響でほぼすべて説明される(図1.2参照)。

図6.5に示されたように、気孔抵抗とESWFの関係は極めて密接で、しかも、D1, D2両区の点がほぼ同一の回帰曲線上に乗っているため、この関係は土壤乾燥ストレスのモニタリングに利用できる可能性がある。上記のように、根系が周囲土壤の水分状態を感知することによって、葉の水ポテンシャルや膨圧よりも、より直接的に気孔の開閉や光合成活性に関与しているとすれば、気孔抵抗の変化を検出することによって、根圏の土壤乾燥ストレスをより直接的に評価できるであろう。ただし、灌漑直後の数日間については、ESWFが高いにもかかわらず、気孔抵抗の値は灌漑前の値とあまり変らない大きい値をとり、それらの点は図の回帰曲線よりも上方に分布した。これは急激な土壤水分の変化に対して、根毛の再生などをふくむ作物側の体内生理機能が追いつかないためと推定される。したがって、この期間には土壤水分は十分存在するにもかかわらず、あたかも作物生体には土壤乾燥ストレスがかかっているかのような情報が得られる点には注意を要する。しかし、実際的にはたとえこのような情報が与えられても、灌漑をした直後に土壤乾燥ストレスを点検する必要性は低いと思われる。

一方、大気飽差の気孔抵抗に対する影響はほとんど認められなかった(図6.6)。すなわち、飽差の上昇→蒸散速度の上昇→体内水分の低下→気孔抵抗の増大という過程(図1.2参照)の影響、および気孔抵抗に対する大気湿度の直接的影響はともに検出されなかった。その理由は本実験のような時間スケールの測定では、気孔抵抗が常に吸水速度および蒸散速度とバランスした値になっており、いかえれば、各測定値はすべて平衡状態における値とみなせるためである。また、土壤水分状態はゆっくり変化するのに対して、飽差は短時間に変化するという両者の時定数の差によるものと考えられる。以上のことから、1日に1回日中に測定するというような時間スケールのモニタリングでは、大気飽差の気孔抵抗に対する上記2つの過程による影響は考慮する必要がないと考えられる。

なお、水ポテンシャルの考え方にしたがえば、大気の水ポテンシャル $\psi_{air}$ は大気の相対湿度の関数として次式のように表わせる。

$$\psi_{air} = (RT/V) \ln(e/e_0) \quad (6.1)$$

ここで、 $\psi_{air}$ : 大気水ポテンシャル、R: 気体定数、T: 絶対温度、V: 水の部分モル容量、e: 大気の水蒸気圧、 $e_0$ : 飽和水蒸気圧。そして、この式にしたがって試算すると、実際の大気の水ポテンシャルの値は  $10^2$  MPaのオーダーであり、気孔下の水ポテンシャルとは大きな差を維持していることがわかる。しかし、蒸散の駆動力は式(5.11)に示されたように、水ポテンシャルではなく飽差である。しかも、水ポテンシャルと飽差の関係は指数関数的であるため、



大気水ポテンシャルの変化にくらべて飽差の変化は小さく、大気の乾燥程度の指標としては飽差を用いるのがより妥当であると考えられる。

蒸散速度は水蒸気の移動からみると、式(5.11)に示されるように飽差と気孔抵抗の2要因によって決まっており、エネルギー的には日射量、葉温、気温の関数として式(5.3)によって決まっている(図1.2参照)。そして、土壌水分が一定程度( $ESWF$ で約40%)以上残っている場合には、気孔抵抗は極めて小さくかつ一定で、蒸散速度は大気の蒸発要求(飽差: $VPD_0$ )にしたがって増減する。土壌水分が低下してくると吸水速度が低下し気孔抵抗が上昇し、その結果、蒸散速度が低下する。そして吸水速度は土壌の給水力すなわち $ESWF$ によって律速されている。なお、このときの蒸発熱のエネルギー変化は、葉温の変化を介した顕熱および長波放射の変化によってバランスされているため、葉温と微気象要因を測定することによって、蒸散速度、気孔抵抗における変化を検出することが可能になる(図1.2参照)。

実際、本実験において測定された各品種の葉群温度と収量性の関係が解析された結果では、水が十分ある条件下においては葉温が低く推移した品種ほど水消費量が多く相対収量が高いこと、また、このような品種ほど土壌乾燥条件下では逆に収量低下率の大きいことが明らかにされている<sup>17)</sup>。このように、葉群温度だけでも作物の生産性をかなり強く反映していることがわかる。

放射温度センサによって測定されたコムギの葉群温度と $ESWF$ の関係を図6.7に示した。葉温-気温差は $ESWF$ が低くなるにつれておおむね大きくなる傾向にあり、特に低 $ESWF$ 側でそれがきわめて明瞭に認められる。このことは、上記で確認されたように、 $ESWF$ が蒸散速度に影響し、葉身におけるエネルギー収支のバランスが変化した結果、葉温-気温差が敏感に変化することを示している。そして、この葉温-気温差の決定過程はすなわちCWSI (Crop Water Stress Index)の最も重要な根拠になっている<sup>18, 61)</sup>。ただし、葉温-気温差は土壌水分状態をつねに実時間で反映しているとは限らない。灌漑をしたときの土壌水分の変化に対する葉温-気温差の反応例を図中にトレースした。 $ESWF$ は灌漑によって急激に増加しても、その時点では葉温-気温差はほとんど変化せず、点はX軸にほぼ平行に移動し、その後徐々に本来の葉温-気温差と $ESWF$ の関係に回帰していくことがわかる。このように葉温-気温差は、灌漑による急激な土壌水分変化には3~5日程度遅れて反応することがわかる。このことは、上述した気孔抵抗と $ESWF$ の関係において明らかにされたと同様の現象を、別の角度から確認するものである。なお、遅れの程度は灌漑前の土壌の乾燥程度、および灌水量によって変動することがうかがわれる。

つぎに、蒸散速度、および気孔抵抗に検出された変化がすべて土壌水ストレスに起因しているとは仮定して、これらの生理状態の変化から土壌水ストレスの程度を評価するための検討を行った。まず、飽差の影響を取り除くためのひとつの方法として蒸散速度/飽差の比をとり、 $E$

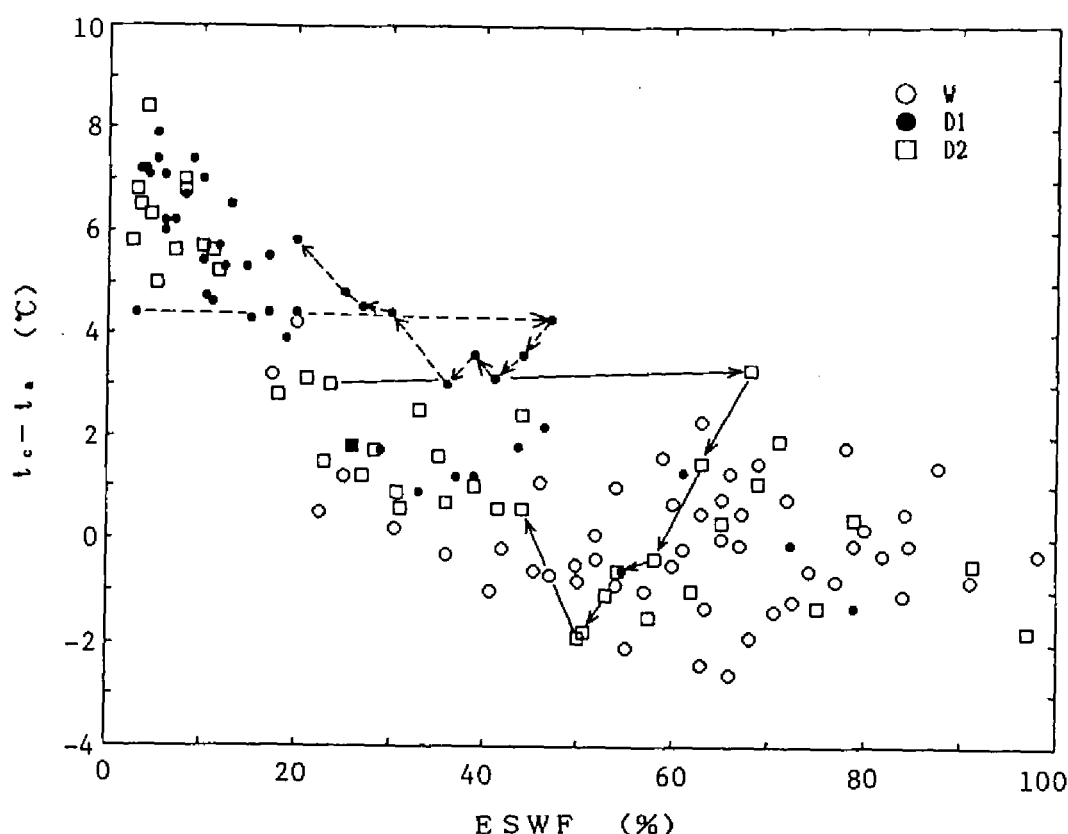


図 6. 7 コムギにおける ESWF % と葉群温度 - 気温差の関係

注) 図中の矢印は灌水直後における変化の軌跡を例示したもの。

$t_c$ : 葉群温度,  $t_a$ : 気温, ESWF: 可利用土壌水分率。

SWF との関係を見た (図 6. 8)。なお、蒸散速度 / 飽差は光合成速度と正の比例関係にあることが明らかにされている<sup>52, 57)</sup>。蒸散速度のみのとき (図 6. 3) に比べて両者の関係はより密接になるが、点のばらつきはまだ大きい。つぎに、灌水区 W の蒸散速度と ESWF を基準にして乾燥区における蒸散速度と ESWF をそれぞれ相対化した値、すなわち比蒸散速度と比 ESWF を求め、両者の関係を図 6. 9 に示した。なお、基準にした W 区では、利用可能な水が十分あり、かつコムギは気孔抵抗を小さく保ってポテンシャルな蒸散をしているものとみなした。また、灌水直後は急激な非平衡的变化があり、かつ水ストレスを心配する必要もないため、この期間のデータは除いた。各區別にみると、両者の間には相関係数が 0.88<sup>\*\*</sup> ~ 0.94<sup>\*\*</sup> の密接な正の直線関係がある。D1 区と D2 区は異なる土壌水ストレスを経過しているが、両区の点はほぼ同一の直線上 ( $r = 0.912^{**}$ ) に乗る。ストレス履歴の違いによって、根系分布などに水ストレスを回避するような形態的生理的变化が起こるが<sup>82, 85)</sup>、本実験においてはその影響はほとんど認められなかった。なお、ここで試みたような対照区 (W 区) に対する

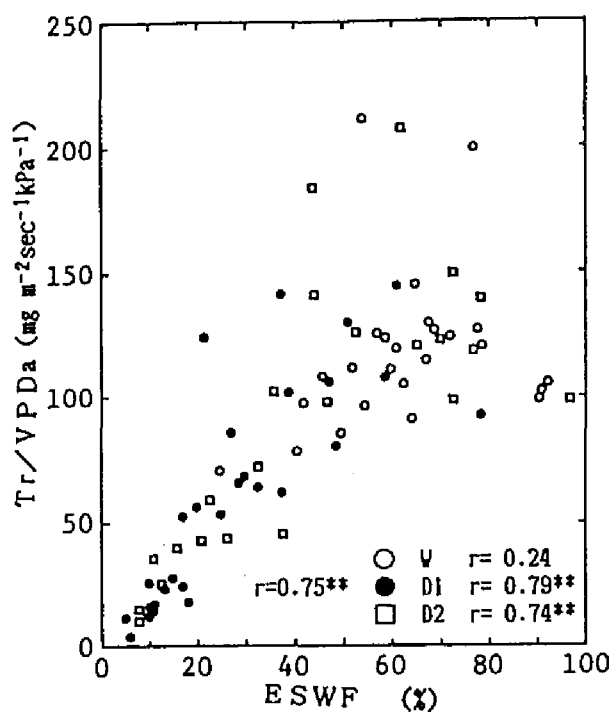


図6.8 蒸散速度/大気飽差とESWF%の関係

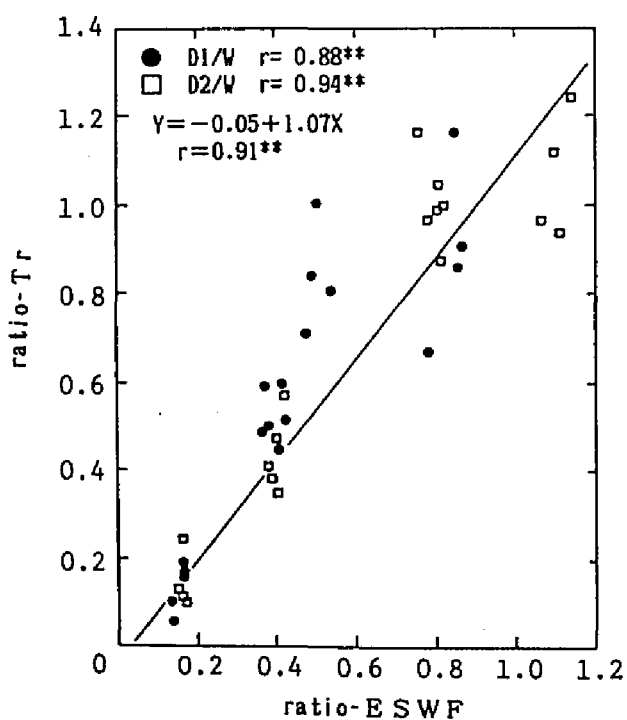


図6.9 灌水区を基準にした蒸散速度とESWF%の各比率間の関係

比を利用する方法は、つねに基準として十分灌水し健全に生育させた作物についてのデータが必要とするが、他の要因の影響を消去できるので、モニタリングを単純化できるという利点は持っている。

つぎに、大気飽差、蒸散速度、気孔抵抗、蒸散速度/飽差、PPFDなどの微気象生理的要因から ESWFを推定する重回帰分析を試みた。その結果、各区の ESWFは以下のように気孔抵抗の逆数 $r_s^{-1}$ と飽差VPD<sub>a</sub>の2要因の重回帰式によって最もよく推定されることがわかった。

‘Ciano79’について

$$D1区 \quad ESWF = 13.8 + 37.3 r_s^{-1} - 1.4 VPD_a \quad r = 0.924^{**}(n=29) \quad (6.2)$$

$$D2区 \quad ESWF = 38.0 + 45.8 r_s^{-1} - 14.6 VPD_a \quad r = 0.965^{**}(n=24) \quad (6.3)$$

‘Yecora70’について

$$D1区 \quad ESWF = 25.0 + 36.9 r_s^{-1} - 7.6 VPD_a \quad r = 0.958^{**}(n=24) \quad (6.4)$$

$$D2区 \quad ESWF = 45.6 + 44.2 r_s^{-1} - 16.0 VPD_a \quad r = 0.921^{**}(n=23) \quad (6.5)$$

気孔抵抗とESWFの密接な関係については、すでに考察したが、この解析では大気飽差が負の項として入っている。その理由は、土壌と作物からの水の蒸発散がともに大気蒸発要求に従っており、長い時間スケールにおける大気の乾燥程度と土壌の乾燥程度の間には比較的高い相関があるためと考えられる。以上のように個々の区についてはかなり高い重相関係数が得られることがわかった。

前章までの検討結果から、放射温度センサによる葉温と微気象データから蒸散速度ならびに気孔抵抗をリモートで推定できる可能性が理論的、実験的に示されている。また、群落の表面温度を利用した水ストレス指標CWSIが土壌水分ESWFと密接な関係にあることもすでに明らかにされている<sup>10,63)</sup>。したがって、このような手法によって、作物の水ストレス反応を気孔抵抗の変化として検出しつつ、その時点の大気飽差の影響も考慮して、土壌水ストレスの程度を定量的に評価できる可能性がある。ESWFは土壌に残留している水柱cmに直結しているので、直ちに灌水量に結びつけることができる。なお、各式の回帰係数の違いはそれぞれの品種特性の差と水ストレス履歴の差の影響と考えられる。したがって、この関係式に汎用性を持たせるには、品種間差や前歴の影響をパラメタ化する必要がある。これらについては今後、根系の発育状態を地上部地下部の乾物分配率や環境ストレスとの関係でモデル化することによって考慮することが期待される。

本解析ではストレス要因として乾燥ストレスのみを考えており、光が制限要因になっていない好天の日中の測定を前提としている。しかし、気孔抵抗の大きさはPPFD（光合成有効光量子密度）の影響を強く受ける（図1.2参照）。したがって、上記の前提に基づくモニタリングは、年間300日以上も晴天で、水ストレスが常発する乾燥地においてこそ有効であり、晴

曇りの変化の大きい場合や低日射ストレスのある場合には、光要因の影響を同時に確認する必要がある。また、たとえば土壤窒素欠乏など他の環境ストレスについても、葉身クロロフィル濃度の低下などを同時的にモニタすることによって、ストレス要因の検出と診断を行うことが必要である。圃場条件における作物の生理状態や生育は、蒸散速度の変動にみるまでもなく、日射、気温、湿度、土壤水分などの条件によって大きく影響を受ける。そして、野外条件下における作物の生理的生産機能は、図1.2に図化したような作物と環境要因から構成される系のダイナミックな動態の一側面であるとみなせる。図1.2は土壤-作物-大気系におけるエネルギーと水、炭酸ガスの移動過程からみた各要因間の相互規定関係を整理し図式化したものである。Ritcher<sup>118)</sup>によると、土壤-作物-大気をひとつのシステムとみる考え方は概念的には古いものであるが<sup>39)</sup>、そこでのエネルギーと物質の動きを、実測値を用いて定量的・モデル的に扱う研究は進行中である<sup>18,77,93,123,129,137,160)</sup>。図1.2におけるエネルギーの流れ(実線)と水・ガスの交換過程(波線)については、各要因間の関係を数式的に定義できるものが多い。実際、本研究ではそれらを組合わせて、蒸散速度・気孔抵抗の遠隔推定モデルを構築し、さらに光合成速度と蒸散速度/飽差の関係を定量化する試みを行った。しかし、波線の一部、破線の部分や情報の伝達過程についてはいまだ定量的な解析がされていないものが多い。今後、圃場条件における作物の生理生態学的状態のモニタリング技術の展開、ならびにストレス要因とその強度の診断には、図1.2における未確定部分の定量的解析とモデル化をすすめる必要がある。

## 第7章 作物の光合成活性の遠隔的 モニタリングに関する基礎的検討

環境制御条件下で、光合成速度など作物の個々の環境生理的性質を調べた研究や、計算機上でのシミュレーション実験はこれまでに多い。しかし、圃場における作物群落から直接測定した光合成速度のデータに基づいて環境生理的な解析を行った研究は比較的少ない。特に電磁波的生体情報と微気象データの同時計測に基づいて、作物の生理生態的機能や状態をリアルタイムかつ遠隔的にモニタリングしようとする試みはこれまでにない。しかし、このような遠隔的モニタリング手法は、作物の生育現場 (*in situ*) における生理情報を、非破壊非接触かつリアルタイムで定量的に検出できるため、作物生育の診断と調節技術にとって有用な情報源になりうると考えられる。

第5章で検討したように、蒸散機能は作物生体の水分経済および養分吸収において重要な役割を担っている。一方、光合成機能は作物の物質生産の基礎をなす過程である。葉面における二酸化炭素 ( $\text{CO}_2$ ) と水蒸気の輸送・交換過程は主として気孔の開閉に支配されているため、光合成速度と蒸散速度は基本的にきわめて密接な関係にあり、ともに気孔抵抗の変化に連動して変動する。ただし、両者とも気孔抵抗 (クチクラ抵抗含む) と葉面境界層抵抗だけに支配されているのではない。蒸散速度は気孔内外の水蒸気湿度差すなわち葉面飽差に律速されており、一方、光合成速度は気孔内外の  $\text{CO}_2$  濃度差にも密接に関係している。

以上のことから、本章では、光合成活性を蒸散速度に結びつけることによって、作物の生産的機能の直接的な指標としての光合成速度を、遠隔的に推定するための基礎的検討を行った。すなわち、光合成速度と蒸散速度および飽差を関係づける数式モデルを展開するとともに、野外条件下で同時計測した光合成速度、蒸散速度および飽差の関係について実験的な検討を行った。さらに、栽培管理によって制御しやすい要因のひとつであるクロロフィル濃度の遠隔手法による同時評価にむけて、同時測定された光合成速度とクロロフィル濃度の関係についても定量的に検討した<sup>52, 57)</sup>。

### 7.1 材料と方法

**実験 I:** 測定対象として、トウモロコシ5品種 (ワセホマレ, TX41, P3160, P3352, ホワイトデント), およびダイズ4品種 (エンレイ, トカチナガハ, タマホマレ, クロセンゴク) を用いた。実験は農業研究センター (つくば市) の試験圃場, および 1/2000a ワグネルポットにおいて行われ、両作物とも標準的な耕種方法で栽培された。作物個体の生理状態の変異幅を広くとるために、計測はできるだけ環境条件の異なった日を選んで行い、ポットにおいては肥料と水の処理段階を数種類設けた。肥料の量は化成肥料を用いて、標準量を中心として無肥料

～通常の約5倍程度の範囲に変化させた。このとき、両作物とも生育がこの処理範囲内に最大値をもつような一山型の反応を示した。一方、土壌水分処理は灌水頻度を変えることによって行った。乾燥区では葉のローリングや萎凋もみられた。なお、処理の効果は葉身クロロフィル濃度、テンシオメータによる土壌 pF 値、葉のローリングや萎凋などによって直接確認した。

光合成速度と蒸散速度の測定には、開放型の測定系をもつ携帯用光合成蒸散測定装置（ADC社）を用いた（測定装置については第2章第6節第2項に詳述した）。葉チャンバ内に葉の一部をはさみこんで約20～30秒後、系内が安定になった状態で測定を行った。したがって、測定時の気孔は、葉がチャンバ内にはさまれる直前の外気条件における状態を保持しているものとみなした。葉の測定面積は  $6.25\text{cm}^2$  であった。なお、ここでは赤外線  $\text{CO}_2$  分析センサ、湿度センサなどの内蔵センサによる実測値だけをデータとして利用した。なお、測定を行った生育ステージは各作物とも、ほぼ第5葉展開後から登熟中期までで、おもに各時点の活動中心葉を測定対象とした。

以上の測定の直後に、光合成速度・蒸散速度を測定したのと同じ部位の葉身クロロフィル濃度を、透過光型の葉緑素計（Minolta, SPAD-501）によって測定した（装置の詳細は第2章第6節第4項参照）。測定は各葉身の光合成測定部位について最低3反復し、平均値を用いた。

その他、乾球温度、湿球温度、日射量、PPFD および風速など微気象データは、圃場多次元センシングシステム（第2章第5節に詳述）によって、上記の測定と同時的に自動記録した。

**実験Ⅱ：測定対象として、US-Water Conservation Lab. (Phoenix, USA) の実験圃場に栽培されたワタを用いた。**ワタは4月下旬に播種され、当地における標準的な耕種方法で栽培された。実験処理として、全生育期間にわたって大気  $\text{CO}_2$  濃度、施肥窒素（N）レベルおよび土壌水分状態の3処理が行われた。

大気  $\text{CO}_2$  濃度は、対照として 350 ppm、高濃度区として 650 ppm の2段階が設けられた。 $\text{CO}_2$  濃度の処理は、プラスチックシートを囲ってつくられた上部開放型のチェンバを用いて行われた。チェンバは底面が一辺3mの正方形で、高さが2mであった。 $\text{CO}_2$  は液体  $\text{CO}_2$  タンクから制御系を経てチェンバ内に攪はん導入され、チェンバ内からサンプリングされた  $\text{CO}_2$  濃度が制御系にフィードバックされるようになっている。本チェンバは上部開放型で、 $\text{CO}_2$  は常に上空に放出されていたが、チェンバ内の平均  $\text{CO}_2$  濃度は全生育期間を通じてほぼ設定濃度に維持されていた。窒素施肥レベルは多少の2段階で、多窒素区では尿素N  $191\text{ kg ha}^{-1}$ 、少窒素区では尿素N  $0\text{ kg ha}^{-1}$  が施用され、その後灌漑水中に硝酸態Nを混入することによって、それぞれ  $5\text{ kg ha}^{-1}$  のNが施用された。土壌水分状態の処理としては、灌水量を調節することによって2種類の乾燥程度が設けられた。なお、乾燥区では葉の萎凋が観察された。

実験は上記3処理 2水準の組合わせを2反復した合計 16チェンバにおいて、1986年および1987年の2か年に行われた。

光合成速度および蒸散速度は携帯型光合成蒸散測定装置 (Li-Cor, LI-6200) によって測定された (装置の詳細な検討は第2章第6節第2項に記述した)。1986年には全生育期間にわたって毎週2回各区5反復測定し、1987年には代表的な環境条件を選んで測定し、反復数をふやすことによって精度を上げた。葉チャンバ内に葉の一部をはさみこんで約5~15秒後、チェンバ内のCO<sub>2</sub>濃度が一定の勾配で低下するのを確認してその速度が計算された。葉の測定面積は16 cm<sup>2</sup>であった。なお、赤外線CO<sub>2</sub>分析センサ、湿度センサなどの内蔵センサによる実測値だけをデータとして利用したのは、実験Iの場合と同様である。なお、測定した葉は、各測定時点において完全展開し、葉群上層で直射光を受けられる場所に位置した葉で、いわゆる活動中心葉に相当した。また、その他にチェンバ内外の微気象要因が、全生育期間にわたって測定された。

## 7.2 結果と考察

### a. 水蒸気とCO<sub>2</sub>の輸送過程に基づく光合成速度と蒸散速度の理論的關係

まず、光合成速度と蒸散速度とを関係づけるために、気孔と葉面境界層における水蒸気とガス交換過程のモデルを以下に展開する。気孔を介して行われる葉面のガス輸送過程から、葉身の光合成速度はCO<sub>2</sub>の輸送速度として次のように表わされる。

$$P_n = K_o (C_a - C_i) / (r_{so} + r_{so}) \quad (7.1)$$

ここで、 $P_n$ : 純光合成速度 (mg m<sup>-2</sup> sec<sup>-1</sup>)、 $K_o$ : CO<sub>2</sub>の容積濃度から重量濃度への換算係数、 $C_a$ : 大気中のCO<sub>2</sub>濃度 (ppm)、 $C_i$ : 気孔腔内のCO<sub>2</sub>濃度 (ppm)、 $r_{so}$ : 葉面境界層のCO<sub>2</sub>拡散抵抗 (sec m<sup>-1</sup>)、 $r_{so}$ : 気孔のCO<sub>2</sub>拡散抵抗 (sec m<sup>-1</sup>)である。なお、ここではCO<sub>2</sub>ガスの交換速度が気孔抵抗と葉面境界層に律速されていて、葉肉抵抗などの内部抵抗には影響されていない状態を前提としている<sup>24, 36, 88)</sup>。上記のうち、CO<sub>2</sub>についての境界層抵抗 $r_{so}$ と気孔抵抗 $r_{so}$ は水蒸気についての各抵抗 $r_{sv}$ と $r_{sv}$ からそれぞれ次のように表わせる。

$$r_{so} = (D_v / D_o)^{2/3} r_{sv} = 1.40 r_{sv} \quad (7.2)$$

$$r_{so} = (D_v / D_o) r_{sv} = 1.65 r_{sv} \quad (7.3)$$

ここで、 $D_v$ : 水蒸気の分子拡散係数、 $D_o$ : CO<sub>2</sub>の分子拡散係数。

ところで、境界層抵抗は風速が0.5 m sec<sup>-1</sup>以上では非常に小さくかつ一定に近くなり、全抵抗にしめる割合も小さくなることがわかっている<sup>30)</sup>。さらに、野外の自然条件下ではこの値は理論値の1/2~1/3に減少するとされている<sup>31, 38)</sup>。したがって、実際の葉面の境界層抵抗は気孔抵抗に比べてかなり小さいと考えられるので、境界層抵抗の係数を気孔抵抗の係数に



等しいと仮定して次式のように近似した。

$$\begin{aligned} r_{so} + r_{so} &= 1.40 r_{sv} + 1.65 r_{sv} \\ &\approx 1.65 (r_{sv} + r_{sv}) \end{aligned} \quad (7.4)$$

一方、蒸散速度は気孔内外の水蒸気圧差と、気孔抵抗から次のように表わせた。

$$\begin{aligned} Tr &= K_v (e_{s^*} - e_a) / (r_{sv} + r_{sv}) \\ &= K_v VPD_i / (r_{sv} + r_{sv}) \end{aligned} \quad (5.13)$$

ここで、 $Tr$ : 蒸散速度 ( $\text{mg m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ )、 $e_{s^*}$ : 気孔腔飽和水蒸気圧 (kPa)、 $e_a$ : 大気の水蒸気圧 (kPa)、 $VPD_i$ : 葉面飽差 (kPa)、 $K_v$ : 水蒸気圧から水蒸気濃度への変換係数である。

式(7.1)に、式(7.4)と式(5.13)を代入して、光合成速度と蒸散速度は次式のように関係づけられる。

$$P_n = k [C_s - C_i] [Tr / VPD_i] \quad (7.5)$$

ここで、 $k: 0.61 K_v / K_v = \text{定数}$ 。すなわち、光合成速度  $P_n$  は気孔内外の  $\text{CO}_2$  濃度差と、蒸散速度/飽差に比例することになる。葉面飽差  $VPD_i$  は、前報までに検討したように群落表面温度と気象表から求めることができるし、あるいは葉温と気温の差が小さい場合には、大気飽差で近似できる。以上のことから、すくなくとも気孔と境界層がガス交換過程を律速している場合には、光合成速度と蒸散速度の関係は式(7.5)によって表わせると考えられる。

#### b. 野外条件下における光合成速度と蒸散速度の関係の実験的検討

そこで次に、野外条件下において実測した光合成速度、蒸散速度および飽差について相互関係を調べた。実験 I で測定した、トウモロコシにおける光合成速度と蒸散速度および蒸散速度/飽差の相関関係を表 7.1 に示した。光合成速度と蒸散速度との単相関係数はかなり高い場合もあるが、蒸散速度/飽差との相関係数のほうが常に蒸散速度とそれよりも高いことがわか

表 7.1 トウモロコシにおける光合成速度と蒸散速度、蒸散速度/飽差の関係の相関分析

| No. | vs.<br>$Tr$ | vs.<br>$Tr/VPD_i$ | n  | $t_a$<br>( $^{\circ}\text{C}$ ) | PPFD<br>( $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) | $VPD_i$<br>( $\times 10^{-1} \text{kPa}$ ) | Chl<br>( $\mu\text{gcm}^{-2}$ ) |
|-----|-------------|-------------------|----|---------------------------------|----------------------------------------------|--------------------------------------------|---------------------------------|
| 1   | 0.953       | 0.974             | 27 | 25.6~29.1                       | 909~1952                                     | 22.5~38.1                                  | 16.2~39.6                       |
| 2   | 0.765       | 0.904             | 32 | 25.8~28.2                       | 1163~2192                                    | 14.2~29.0                                  | 21.0~36.2                       |
| 3   | 0.933       | 0.946             | 23 | 22.3~24.2                       | 394~1037                                     | 16.9~22.6                                  | 13.1~44.0                       |
| 4   | 0.690       | 0.848             | 91 | 29.5~32.8                       | 934~1894                                     | 9.8~35.9                                   | 12.4~47.0                       |
| 5   | 0.648       | 0.888             | 80 | 24.2~27.7                       | 822~2048                                     | 10.1~30.3                                  | 10.1~45.0                       |
| 6   | 0.782       | 0.940             | 82 | 25.7~29.7                       | 1039~1925                                    | 14.5~33.9                                  | 10.7~49.0                       |
| 7   | 0.476       | 0.787             | 40 | 25.5~30.8                       | 395~1659                                     | 6.7~21.6                                   | 32.6~58.2                       |
| 8   | 0.592       | 0.886             | 92 | 31.0~35.9                       | 408~2089                                     | 7.3~43.3                                   | 6.4~63.2                        |
| 9   | 0.666       | 0.880             | 42 | 31.2~34.2                       | 408~2026                                     | 7.3~43.3                                   | 6.4~62.5                        |
| 10  | -0.355      | 0.835             | 50 | 31.0~35.9                       | 698~2089                                     | 8.8~33.8                                   | 29.9~63.2                       |
| 11  | 0.951       | 0.967             | 36 | 32.5~34.6                       | 550~1686                                     | 23.2~39.2                                  | 30.3~56.3                       |

注 1)  $Tr$ : 蒸散速度,  $r_{sv}$ : 気孔抵抗,  $t_a$ : 気温,  $VPD_i$ : 大気飽差,

Chl: クロロフィル濃度, PPFD: 光合成有効光量子密度, n: データ数。

2) 供試品種はワセホマレ, TX41, P3352, P3160, ホワイトデントで、圃場およびポットで栽培された。各データセットは異なる測定日に対応する。

る。また、第 10 欄のように蒸散速度との相関が低い場合にも、光合成速度は蒸散速度／飽差との間には密接な高い相関関係が認められる。表中の番号によって測定日、品種、葉齢などが異なり、回帰係数はそれによってやや異なるが、上記のような関係はつねに認められた。表 7.1 に示された光合成速度測定時の気温、PPFD、大気飽差、測定部位のクロロフィル濃度の範囲はかなり広く、光合成速度と蒸散速度／飽差の比例関係が広範囲の環境条件および葉身クロロフィル濃度の範囲で成立することがわかる。

表 7.1 における結果の一例を図 7.1 に図示した。ここでは早晩性の異なる 3 品種を用いているが、蒸散速度／飽差と光合成速度の間には、図中の式のようにほとんど原点を通る密接な比例関係があることがわかる。なお、この実験 I では上述した品種、気温、PPFD、大気飽差、クロロフィル濃度のほか、発育ステージ、土壤水分、葉位、測定時刻の各要因を広範囲に

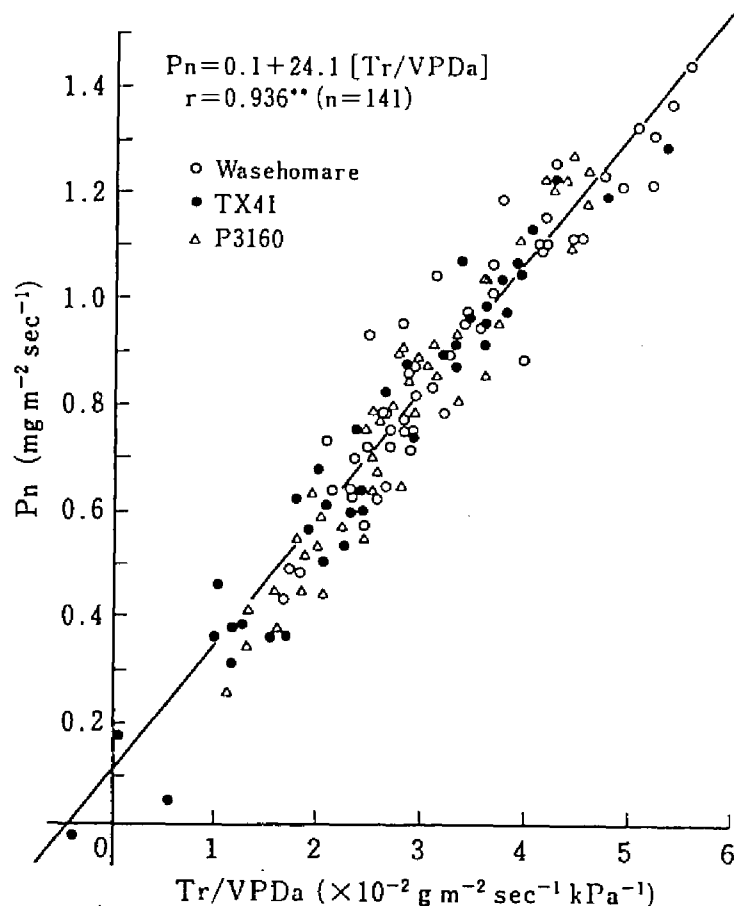


図 7.1 トウモロコシにおける光合成速度と蒸散速度／飽差の関係

注)  $P_n$ : 光合成速度,  $Tr$ : 蒸散速度,  $VPDa$ : 大気飽差,  $t_a$ : 気温,  $Chl$ : クロロフィル濃度,  $PPFD$ : 光合成有効光量子密度。  
各要因の変動範囲は表 7.1 に同じ。

変化させて測定が行われた。土壌水分はテンシオメータの値で  $pF 1.3$  から、指針が最大目盛（約  $3.0$ ）を越えて完全に振切れ、かなり萎凋した状態までを含んでいた。したがって、両者の密接な比例関係は、環境条件だけでなく体内水分状態や葉身クロロフィル濃度を含む、極めて広い範囲において成立するものと推定された。なお、風速については測定時の外気風速は常にほぼ  $1 \text{ m sec}^{-1}$  以上であったことが確認されており、さらに葉チャンバ内では常に一定の空気流速が維持されていた。本実験で用いた風速計は熱式でほぼ無方向性であり、 $0.5 \text{ m sec}^{-1}$  以下の微弱な風速も感知できる。一般に風杯型の風速計は感度が低く（測定下限が  $0.5 \text{ m sec}^{-1}$  程度）、かつ水平成分しか計れないために風杯型風速計で無風とされている場合でも、実際の群落周辺においては水平方向以外の風も含め、常に空気の流れが起こっているものと推察された。

光合成速度と蒸散速度／飽差がほぼ原点を通る比例関係にあるということは、光合成速度が気孔コンダクタンスと比例関係にあるという Wongら<sup>168)</sup>の環境制御下の実験結果と一致する。このことは両者の比例定数すなわち式(7.5)の  $k [C_a - C_i]$  が一定であることを意味し、少なくとも大気  $CO_2$  濃度一定の条件下では、光合成速度は気孔内外の  $CO_2$  濃度差を保持しながら変化するように見える。ところで、大気  $CO_2$  濃度を上昇させた環境制御実験の結果からは、光合成速度は大気  $CO_2$  濃度の上昇とともに上昇することが観察されている<sup>12)</sup>。したがって、 $[C_a - C_i]$  は常に一定ではなく、 $C_a$  に依存して変化することは明らかである。一方、気孔抵抗が大気  $CO_2$  濃度の上昇とともに増加することも観察されており<sup>43, 133)</sup>、気孔抵抗がなんらかの応答型で  $[C_a - C_i]$  をほぼ一定に保持する方向に反応するものと推定される。

$[C_a - C_i]$  の調節機構すなわち  $C_i$  の調節機構については、負のフィードバックによって気孔が気孔内  $CO_2$  濃度を一定に保つように反応するという Raschkeら<sup>113)</sup>の仮説、および気孔内外の  $CO_2$  濃度比  $C_i / C_a$  が一定という Wongら<sup>168)</sup>の仮説などいくつかのモデルも提示されている。本実験 I は大気  $CO_2$  濃度が  $330 \sim 340 \text{ ppm}$  でほぼ一定の野外条件下で行われたものであり、ここで得られた関係は上記仮説の双方に矛盾しない。いずれにしても、実際の圃場においては、本実験で得られた関係が成立するものと思われる。なお、ここで求めた回帰式の係数  $24.1$  は式(7.5)の  $k [C_a - C_i]$  に相当するので、この値から気孔内外の  $CO_2$  濃度差を試算した結果、 $159 \text{ ppm}$  という値が得られた。

実験 I において、上記と同様の関係をダイズについて調べた結果を表 7.2 に示した。両者の関係はトウモロコシについて認められた関係と同様で、光合成速度は広い範囲において蒸散速度／飽差と密接な関係にあることが確認された。この関係を図 7.2 に図示した。広範囲の測定条件における 4 品種すべての結果をこみにして図示したため、ややばらつきがあるが、ほぼ原点を通る直線回帰式が得られた。なお、比較のためにトウモロコシについての回帰直線も

示した。両者の回帰係数 24.1 と 7.74 の違いは、トウモロコシとダイズの水分消費に対する光合成能率の差を反映しているものと考えられる。トウモロコシの場合と同様に、回帰係数から気孔内外の  $\text{CO}_2$  濃度差を試算してみると、51 ppm という値が得られた。これはトウモロコシ

表 7. 2 ダイズにおける光合成速度と蒸散速度、蒸散速度/飽差の関係の相関分析

| No. | vs.<br>Tr | vs.<br>Tr/VPD <sub>a</sub> | n   | t <sub>a</sub><br>(°C) | PPFD<br>( $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) | VPD <sub>a</sub><br>( $\times 10^{-1}\text{kPa}$ ) | Chl<br>( $\mu\text{gcm}^{-2}$ ) |
|-----|-----------|----------------------------|-----|------------------------|----------------------------------------------|----------------------------------------------------|---------------------------------|
| 1   | 0.540     | 0.720                      | 58  | 35.3~37.7              | 1258~1880                                    | 15.0~33.2                                          | 21.3~36.0                       |
| 2   | 0.749     | 0.817                      | 108 | 30.1~34.8              | 311~1455                                     | 6.9~38.9                                           | 21.0~47.0                       |
| 3   | 0.918     | 0.945                      | 10  | 29.7~35.3              | 313~1641                                     | 22.9~33.6                                          | 25.7~43.3                       |
| 4   | 0.978     | 0.963                      | 79  | 31.3~36.3              | 517~2001                                     | 21.0~51.0                                          | 21.0~45.3                       |
| 5   | 0.960     | 0.974                      | 48  | 28.5~33.1              | 155~1980                                     | 19.3~40.8                                          | 33.3~43.7                       |

注 1) 供試品種はエンレイ、トカチナガハ、タマホマレ、クロセンゴクでポットに栽培された。  
2) 略号は表 7. 1 に同じ。

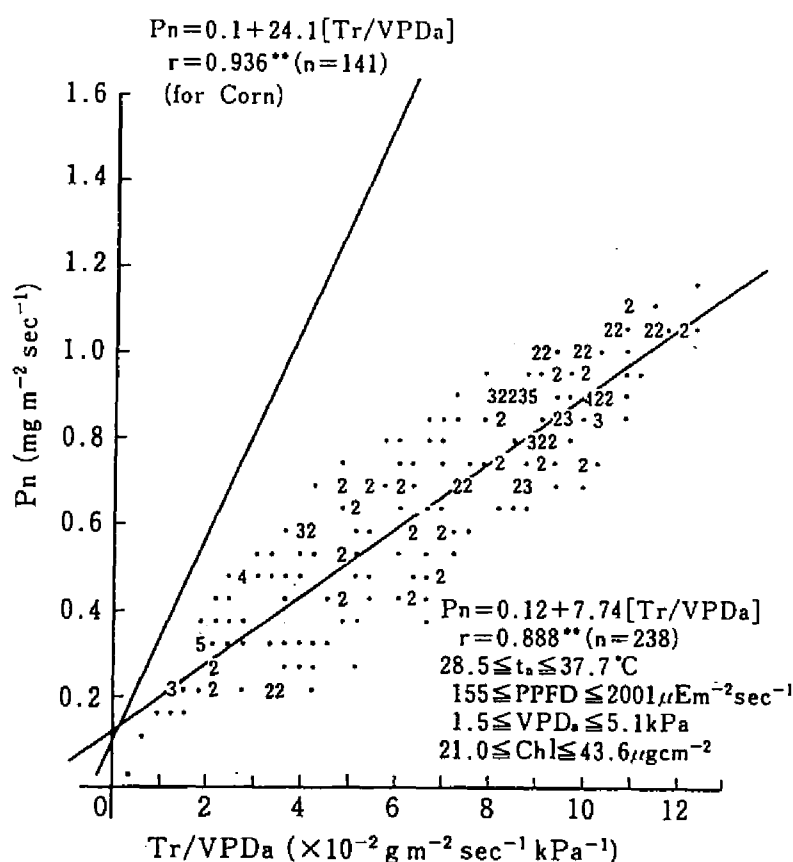


図 7. 2 ダイズにおける光合成速度と蒸散速度/飽差の関係

注) 略記号は図 7. 1 に同じ。

についての値 159 ppmの約3分の1になっている。一般に、大気飽差VPD<sub>a</sub>は葉面飽差VPD<sub>s</sub>と正確には同値でない。したがって、ここで試算した気孔内外のCO<sub>2</sub>濃度差は式(7.5)の理論値そのものではなく、葉面飽差を用いた方がやや大きい値になることが多い。この点を考慮すれば、ここで試算した気孔内外のCO<sub>2</sub>濃度差はJonesら<sup>71)</sup>がダイズ群落についての測定から試算した約75 ppm、およびWongら<sup>168)</sup>がトウモロコシ個葉について試算した約195 ppmにそれぞれかなり近い値であるとみなせる。いずれにしても、C<sub>4</sub>作物であるトウモロコシとC<sub>3</sub>作物であるダイズの光合成速度の差が、気孔内外のCO<sub>2</sub>濃度差、すなわち気孔内CO<sub>2</sub>濃度の違いとして明確に現われているものと考えられる。なお、両作物とも葉が古くなるにつれて、回帰係数がやや小さくなる傾向があり、今後、この係数、およびそれから計算される気孔内外のCO<sub>2</sub>濃度差のもつ生理的な意味などについての、さらに詳細な検討が必要である。

つぎに、実験IIのワタのデータについて測定された光合成速度についての検討を行った。大気CO<sub>2</sub>濃度、窒素施肥レベルおよび土壤水分状態を変化させた場合の、ワタの光合成速度の生育にともなう推移を図7.3 a)～d)に示した。すべての場合において大気CO<sub>2</sub>濃度処理の光合成速度に対する影響は極めて明瞭で、他の処理にかかわらずほぼ全生育期間にわたって光合成速度は350 ppm区よりも650 ppm区において高かった。本実験では測定葉位の違いを考慮せず、前述したように各時点での活動中心葉を測定対象にした。しかし、いずれの処理区においても生育初期から後期にかけて光合成速度は徐々に低下する傾向が認められる。しかし、その傾向は350 ppm区ではわずかであるのに対して650 ppm区では比較的大きい。本実験データは長期間の圃場条件下における測定値であるため、気温や飽差などの影響のほか、葉位間の差も関係している。したがって厳密な考察はできないが、個体としてのエイジングまたは成熟の影響があるものと推察される。実験期間中の気孔抵抗は、両CO<sub>2</sub>濃度区とも通日(DoY)240日頃まではほとんど変化しておらず、その後急激に大きくなる傾向があった。また、気孔抵抗は350 ppm区よりも650 ppm区のほうでやや大きい傾向も一貫して認められた。これらのことから、生育にともなう光合成速度の低下は少なくとも生育の後半老化の進む段階では気孔抵抗の増加が大きく影響していると推察された。一方、生育にともなう光合成速度の低下傾向が650 ppm区で大きいのは、高CO<sub>2</sub>濃度環境に対する馴化的な反応によると推察される。すなわち一種のフィードバック効果が働いて、同化経路の生化学的な効率が低下するなど高い気孔内CO<sub>2</sub>濃度C<sub>i</sub>に適應したためと考えられる。また、650 ppm区において最初から気孔抵抗が350 ppm区よりもやや高く推移したのは、気孔による気孔内CO<sub>2</sub>濃度の調節機構がC<sub>i</sub>を下げる方向に作用したためと推察される。

なお、光合成速度に対する土壤水分処理の影響については一定の区間差が見られなかった。その原因のひとつとして土壤水分については、処理強度の差が比較的小さかったことが考えら

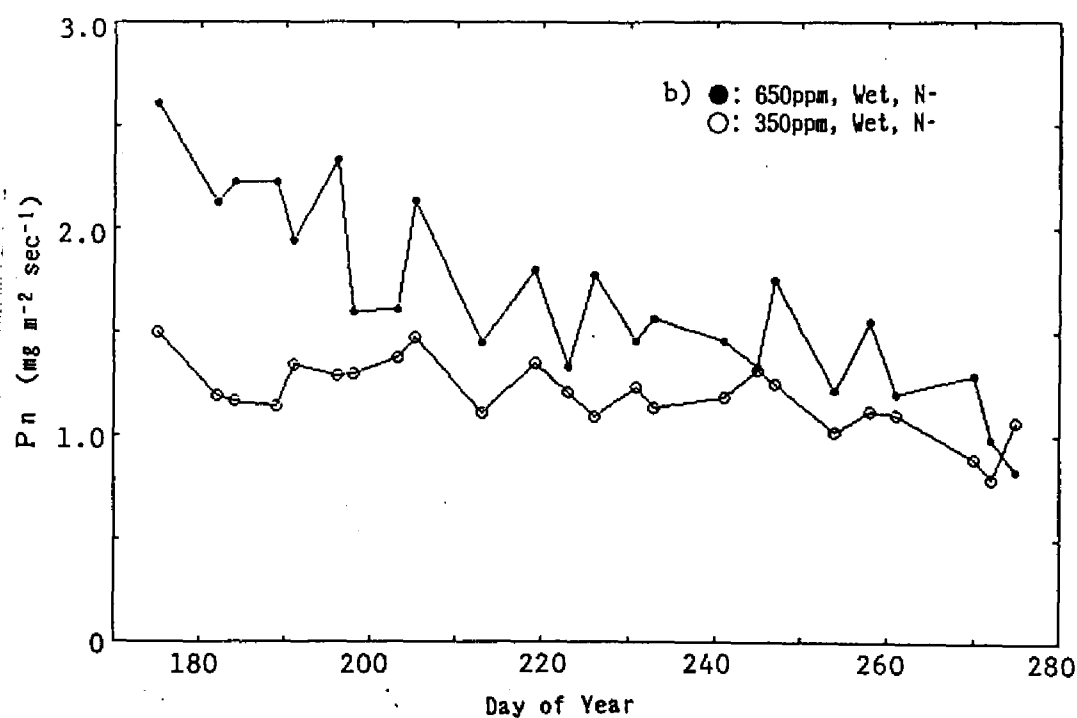
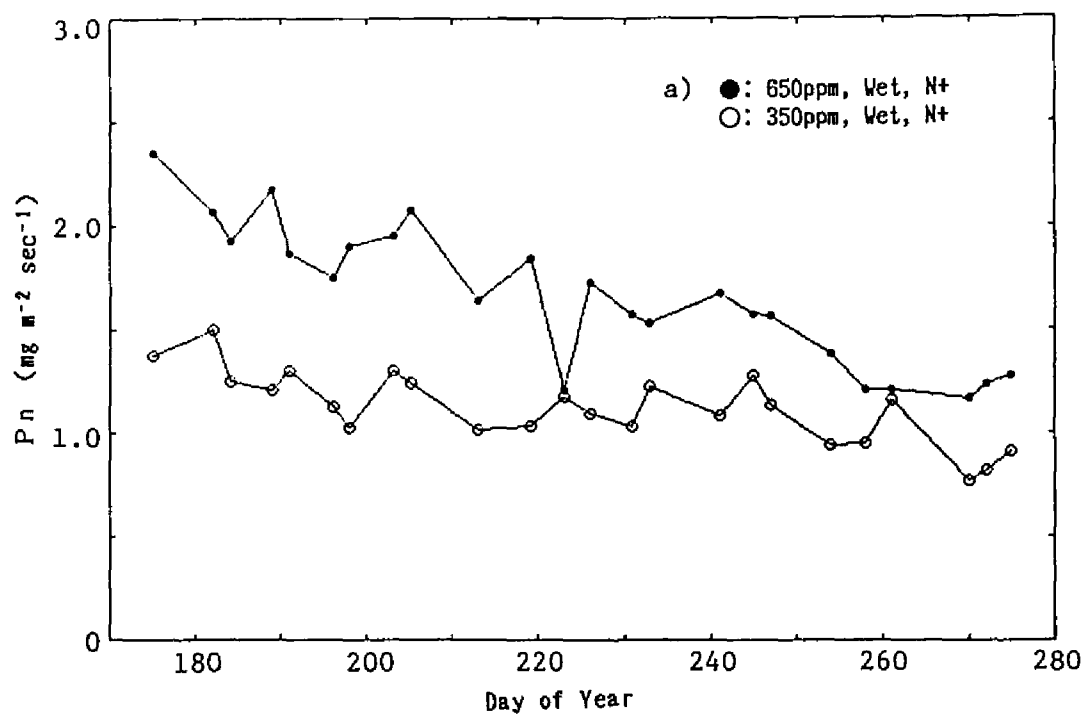
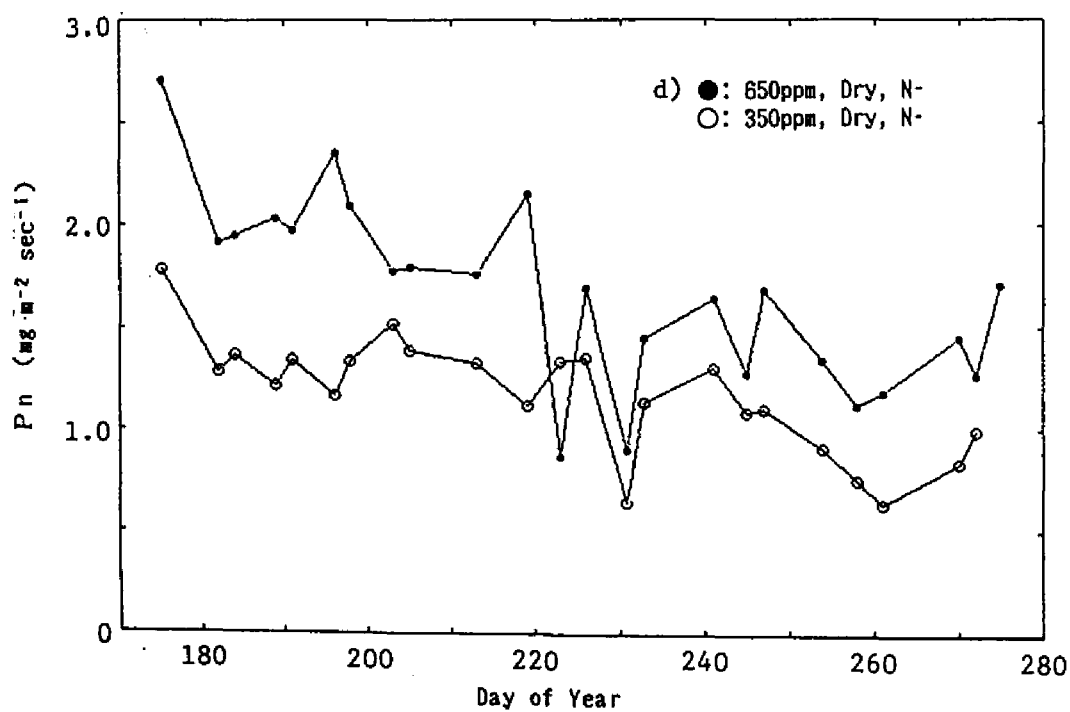
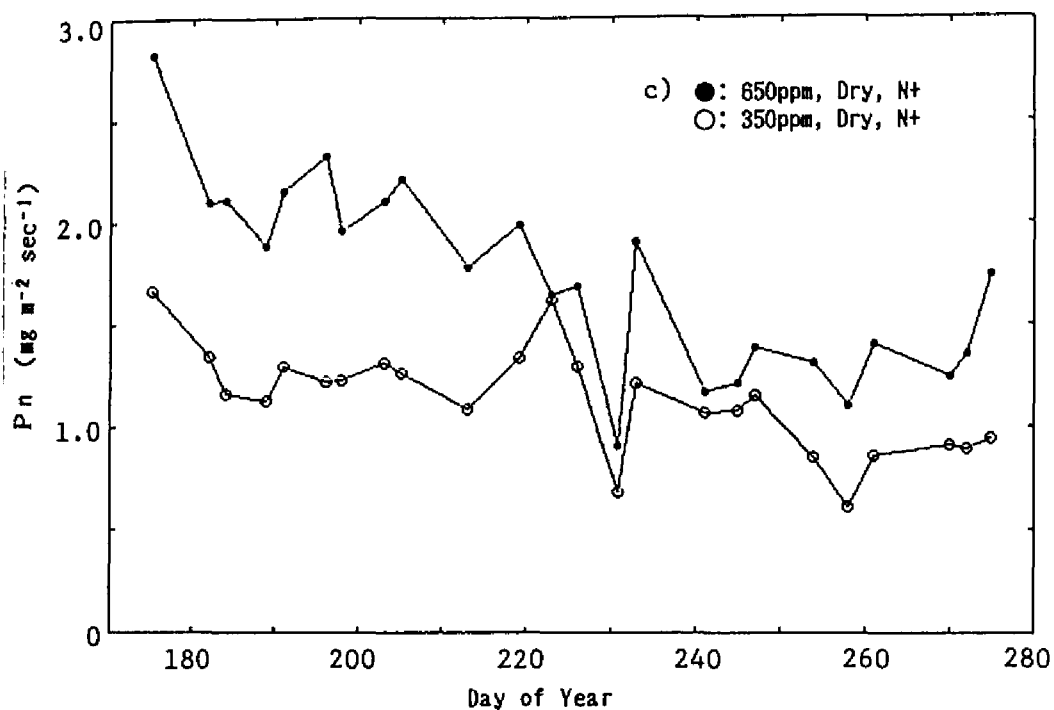


図7. 3 大気CO<sub>2</sub>濃度倍化処理および土壌水ストレス処理をした  
ワタにおける光合成速度の生育にともなう変化  
注) 略記号は図7. 1に同じ.



れる。ただし、図7.3のc)とd)すなわち乾燥区の通日230日前後にみられるように強い土壌と大気の乾燥を受けた場合には、350 ppm区よりも650 ppm区において光合成速度の低下が激しい傾向が認められる。一方、N施用量の処理についても明らかな傾向はなかった。葉色の観察から、本実験においては窒素処理は個体の大きさや葉面積指数に対する影響が大きく、個葉のクロロフィル濃度など面積あたり能力に対する影響の方は比較的小さかったためと推定される。

本実験Ⅱで1987年のワタについて測定したデータを用いて、実験Ⅰでトウモロコシとダイズについて行ったのと同様の解析を試みた。ワタについての光合成速度と蒸散速度/飽差の関係を図7.4に示した。両者の関係に対する土壌水分と窒素の2処理の影響は認められなかったため、これらの処理は各CO<sub>2</sub>濃度の反復として図示した。なお、1987年のデータはほぼ通日190～230日の期間に測定された。この図から、光合成速度と蒸散速度/飽差の間には、350ppm

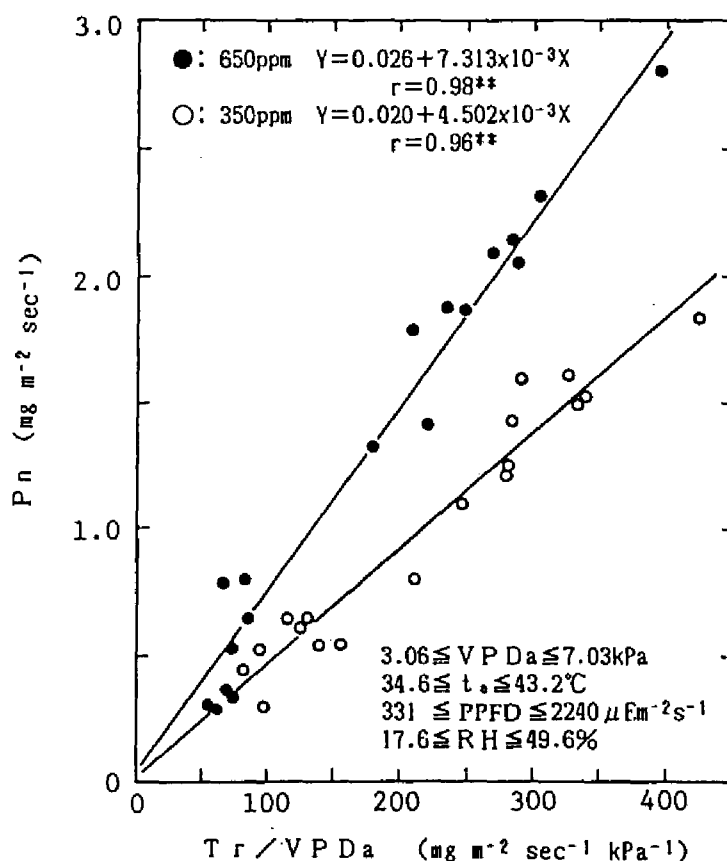


図7.4 大気CO<sub>2</sub>濃度倍化処理をしたワタにおける  
 光合成速度と蒸散速度/飽差の間の関係  
 注) 略記号は図7.1に同じ。



と 650 ppmのそれぞれの処理において明瞭な直線関係が認められた。そして、両直線ともほぼ原点を通り、直線の傾きは、350ppm区よりも 650 ppm区で大きいことがわかった。

この結果は、実験Ⅰで検討した結論に一致する。すなわち、光合成速度と蒸散速度／飽差の線形関係は、外気CO<sub>2</sub>濃度を変えた場合にも成立することがわかった。この実験の条件範囲も飽差、PPFDがそれぞれ 3.1～7.0 kPa, 331～2240 μE m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> と広く、実験Ⅰの結果とあわせてみると、かなり広い条件範囲でこの関係が成立することがわかる。

実験Ⅱの結果では、少なくとも見かけ上、回帰直線の傾きがそれぞれ一定であり、このことは一定の外気CO<sub>2</sub>濃度下では、気孔内外のCO<sub>2</sub>濃度差 [C<sub>a</sub> - C<sub>i</sub>] が見かけ上一定であることを示している。したがって、光合成速度は各大気CO<sub>2</sub>濃度条件において、差 [C<sub>a</sub> - C<sub>i</sub>] を保持しているように見える。その意味では、蒸散速度／飽差が一定のときすなわち気孔抵抗一定の場合を仮定すれば、外気CO<sub>2</sub>濃度C<sub>a</sub>の増加とともに光合成速度も増加すると結論される。ただし、これら二つの実験からだけではまだ気孔内のCO<sub>2</sub>濃度C<sub>i</sub>が一定とする仮説は支持されない。いま、光合成速度と蒸散速度／飽差の関係の直線性を前提として、一定の蒸散速度／飽差すなわち一定の気孔抵抗の条件下で、外気CO<sub>2</sub>濃度の変化とそれに対する光合成速度の変化について考察してみる。外気CO<sub>2</sub>濃度が 350 ppmから 650 ppmに高められたときの光合成速度の変化は、式(7.1) から次式のような比で表わされる。

$$\begin{aligned} P_{n,650} / P_{n,350} &= (650 - C_{i,650}) / (350 - C_{i,350}) \\ &= 7.31 / 4.50 = 1.62 \end{aligned} \quad (7.6)$$

ここで、P<sub>n,650</sub> と P<sub>n,350</sub> は外気CO<sub>2</sub>濃度がそれぞれ 350 ppm, 650 ppm のときの光合成速度、C<sub>i,650</sub> と C<sub>i,350</sub> は同じく気孔内のCO<sub>2</sub>濃度を意味する。そして、2つの数値 7.31と 4.50はそれぞれの濃度における回帰直線の傾きである。すなわち、実験Ⅱにおいては外気CO<sub>2</sub>濃度を 350 ppmから 650 ppmに約 1.86 倍に変化させたのに対して、回帰直線(図 7.4)の傾きの変化率すなわち光合成速度の比率は約 1.62 倍になっている。気孔内のCO<sub>2</sub>濃度が両外気濃度条件下でともにゼロとは考えられないことを考慮すれば、上記2つの比率は比較的近い値であるとみなせる。このことは、気孔内CO<sub>2</sub>濃度が一定に保たれるとする Raschkeら<sup>119)</sup>の仮説と同様、外気CO<sub>2</sub>濃度が 350 ppmから 650 ppmに高められても、気孔内CO<sub>2</sub>濃度C<sub>i</sub>はあまり大きく変化していないことを示唆している。すなわち、少なくとも本実験の範囲内では、光合成速度はおもに気孔抵抗に支配されており、しかも、外気CO<sub>2</sub>濃度の変化は気孔内CO<sub>2</sub>濃度C<sub>i</sub>に対する負のフィードバックとしては、とくに短期間の処理ではあまり大きく作用しないことが推察される。

そこで、仮に外気CO<sub>2</sub>濃度C<sub>a</sub>が 350 ppmから 650 ppmに変化しても、気孔内CO<sub>2</sub>濃度は変化しなかった、すなわち式(7.6)において C<sub>i,650</sub> = C<sub>i,350</sub> と仮定して C<sub>i</sub>を試算してみると、約 134 ppmという値が得られた。以上のことから、本実験では外気CO<sub>2</sub>濃度C<sub>a</sub>が

350 ppmと 650 ppmの両方において、気孔内 $\text{CO}_2$ 濃度は約 134 ppm 程度であり大きく変化しなかったと結論される。しかし、この絶対値の妥当性、さらには気孔抵抗内の $\text{CO}_2$ 濃度が保持されるという仮説の検証には、外気 $\text{CO}_2$ 濃度の処理段階を多くした実験が必要と考えられる。

以上の検討結果から明らかなように、光合成速度と蒸散速度／飽差との間には広い範囲にわたって、きわめて密接な関係がある。このことは、光合成速度を蒸散速度と飽差から推定できることを示すものである。一方、すでに第5章において蒸散速度を非破壊非接触的な方法で遠隔的に推定できる可能性が示されている。したがって、これらのことから光合成速度についての情報をもリアルタイムで遠隔的に推定できることになる。

#### c. 光合成速度に対する葉身クロロフィル濃度の影響

つぎに、光合成速度に影響する要因のひとつとして、葉身クロロフィル濃度の影響を検討した。圃場栽培においては、作物の立地配置などによる気象条件の利用が第一の栽培管理技術であるが、人為的に調節しやすい要因としては肥料と水による生育調節技術が現在もっとも重要である。そして、葉身クロロフィル濃度は、これらによってほぼ制御できると考えられる。そこで、ここでは特に葉身クロロフィル濃度の光合成速度に対する影響の定量的な評価を試みた。本項の検討に用いたデータはすべて実験Ⅰの結果である。

トウモロコシ個葉の光合成速度に対する、葉身クロロフィル濃度および P P F D の影響を、それぞれ図7.5 a)とb)に示した。これらの図では、他の微気象要因が広範囲に変化した場合をすべて含んでいるので、点のばらつきはきわめて大きい。しかし、図7.5 a)のクロロフィル濃度については、光合成速度との間にかかなり高い正の相関が認められ、とくに土壤乾燥ストレスのかかっていないA区ではそれが比較的明確である。一方、図7.5 b)の P P F D についてもA区について同様の傾向がうかがえるが、土壤乾燥ストレスがかかっているB区ではほとんど一定の傾向がない。むしろ、図中に波線で示したように、点の分布の輪郭として光合成速度の各 P P F D における上限が明瞭に見て取れる。図中の多くの点は広範囲の条件下でとられていることから、この波線は一定の P P F D 条件下で期待される光合成速度の最高値に近い値を示しているものと推察される。実際、B区の諸点のようになんらかの制限条件下では、光合成速度がこの線の下方向に下がってくるものと考えられる。同様の関係は、ダイズについても認められた。

以上のデータはさまざまな環境条件での測定データを含んでいるため、光合成速度と葉身クロロフィル濃度の関係をより明瞭にするために、葉身クロロフィル濃度、P P F D、飽差の3要因を説明変数とする相関分析を行った。表7.3にその結果を示した。全体として、単相関係数および偏相関係数ともほぼ同様の傾向が認められた。すなわち、土壤乾燥ストレスがかかっていないような状態(A区)では、クロロフィル濃度と光合成速度との間に P P F D と同様

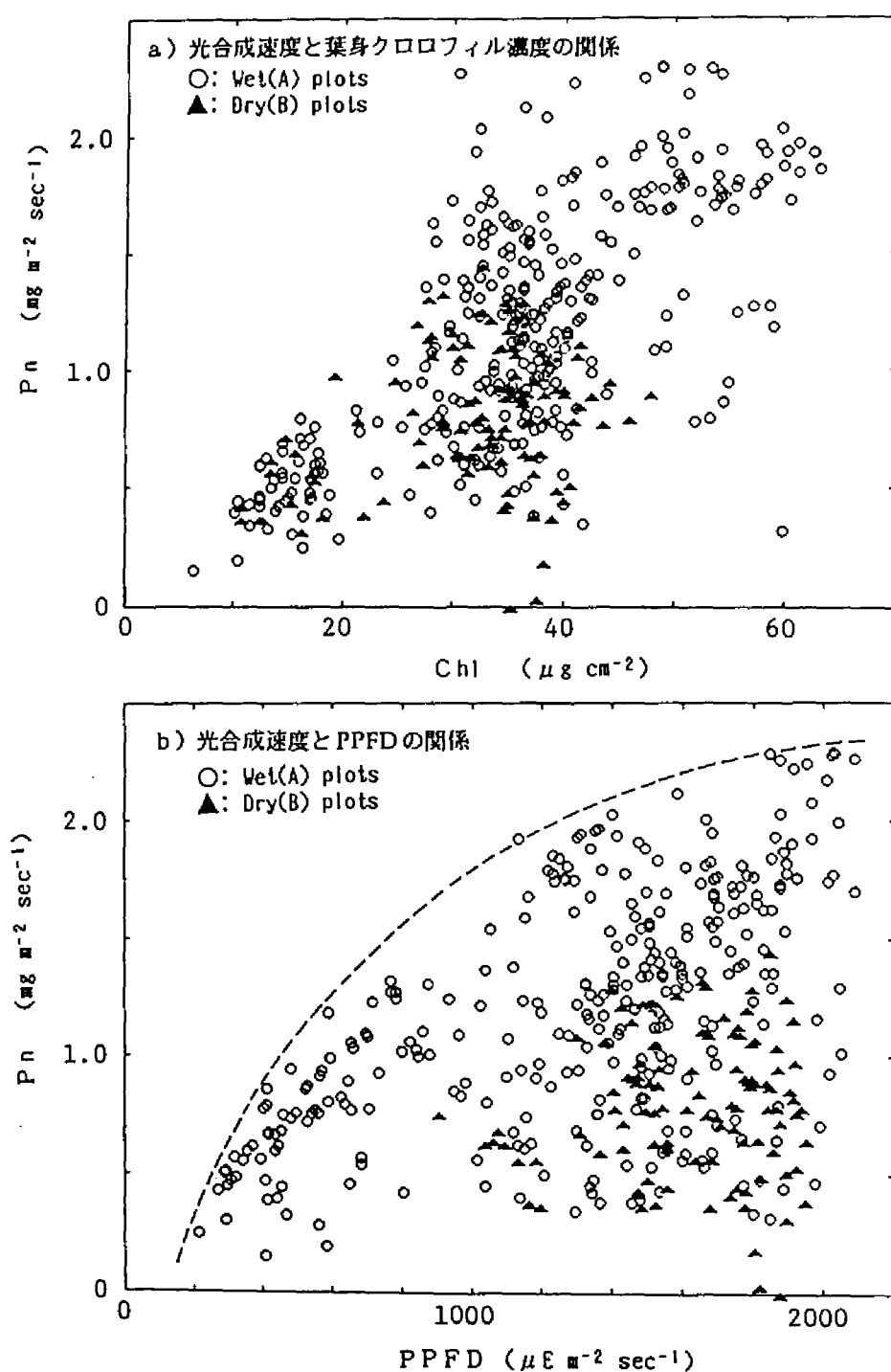


図7.5 トウモロコシにおける光合成速度と葉身クロロフィル濃度およびPPFDの関係

注)  $P_n$ : 光合成速度, PPFD: 光合成有効光量子密度,  
Chl: 葉身クロロフィル濃度.

表 7. 3 トウモロコシにおける光合成速度と葉身クロロフィル濃度の関係の相関分析

| No. | S.C.C. |       |       | P.C.C. |        |       | S.P.R.C. |        |       | M.C.C. | n   |
|-----|--------|-------|-------|--------|--------|-------|----------|--------|-------|--------|-----|
|     | VPD.   | PPFD  | Chl   | VPD.   | PPFD   | Chl   | VPD.     | PPFD   | Chl   | R      |     |
| A1  | 0.108  | 0.705 | 0.654 | -0.099 | 0.829  | 0.807 | —        | 0.648  | 0.592 | 0.919  | 47  |
| A2  | -0.210 | 0.441 | 0.631 | -0.154 | 0.419  | 0.596 | -0.111   | 0.331  | 0.541 | 0.714  | 91  |
| A3  | -0.471 | 0.196 | 0.646 | -0.375 | 0.366  | 0.671 | -0.276   | 0.263  | 0.620 | 0.763  | 80  |
| A4  | -0.543 | 0.539 | 0.624 | -0.110 | 0.549  | 0.681 | —        | 0.521  | 0.608 | 0.812  | 92  |
| A5  | -0.190 | 0.551 | 0.697 | -0.143 | 0.646  | 0.742 | -0.080   | 0.465  | 0.619 | 0.838  | 310 |
| B1  | -0.850 | 0.158 | 0.243 | -0.876 | -0.398 | 0.257 | -0.923   | -0.260 | —     | 0.881  | 27  |
| B2  | -0.443 | 0.080 | 0.263 | -0.433 | 0.052  | 0.240 | -0.420   | —      | 0.220 | 0.494  | 82  |
| B3  | -0.493 | 0.054 | 0.271 | -0.479 | 0.086  | 0.233 | -0.463   | —      | 0.204 | 0.533  | 109 |

注 1) A区は十分灌水された。B区は乾燥状態におかれ葉の萎凋がみられた。

2) 供試品種はワセホマレ、T X 41, P 3160で、圃場およびポットで栽培された。

3) S.C.C.:単相関係数, P.C.C.:偏相関係数, S.P.R.C.:標準偏回帰係数, M.C.C.:重相関係数。他の略号は表 7. 1に同じ。

度、偏相関係数で 0.6~0.8 の強い相関関係が認められた。A区における重相関係数は 0.7~0.9 と高く、本実験 I の範囲では光合成速度の変動の大部分が上記 3 要因で説明されており、クロロフィル濃度が野外条件下における光合成速度に PPFD と同程度の大きな影響をもっていることが確認された。一方、B区では土壌を乾燥状態に保ち土壌乾燥ストレスを与えたため、葉の萎凋が観察された。このような条件下ではクロロフィル濃度および PPFD と光合成速度との相関関係は低下し、逆に飽差との関係が相対的に強まる傾向にあった。したがって、土壌乾燥ストレスが強くなっている場合には、クロロフィル濃度や光条件ではなく、体内水分状態が光合成を律速していることが推察される。なお、この場合には重相関係数が 0.5 前後と低いことから、飽差が直接作用しているのではなく、湿度の気孔開度に対する影響や体内水ポテンシャルを介しての影響を反映しているものと思われる。

以上の検討で示されたように、葉身クロロフィル濃度は光合成速度につよく関係している。一方、蒸散速度あるいは気孔抵抗とともに、光合成速度が遠隔的に推定される可能性も示された。したがって、これらの生理状態の変動をモニタリングしながら、同時に葉身クロロフィル濃度が検出できれば、その情報を窒素施用などのための診断にも利用できると思われる。葉身クロロフィル濃度を、分光反射データから遠隔的に推定するための基礎的検討については、次章(第 8 章)において論議される。

## 第8章 分光反射特性による葉身クロロフィル濃度、緑葉面積指数および登熟程度の遠隔的モニタリングに関する基礎的検討

群落の分光反射特性は、作物自体の光学的濃度とその存在量の両者によっておもに規定されている。また、群落の構成要素である個体や葉の空間的配置や生育ステージが、群落全体の分光反射特性に影響することも指摘されている<sup>66,75)</sup>。さらに、このような測定対象の特性以外に、太陽高度や天候などの測定条件も分光測定値に影響する<sup>14,33,109)</sup>。作物自体の光学的濃度とはたとえば葉身クロロフィル濃度であり、存在量は葉面積指数、葉の厚さなどに関係する。一方、空間的配置とは直立葉・水平葉などの作物形質にかかわる性質である。従来のマクロな衛星リモートセンシングでは、これら群落の生理生態的特性がブラックボックスとして扱われてきた。そして、それがひとつの原因となって、自ずから推定精度の向上に限界があったものと考えられる。マクロにみれば、一般に作物の光学的濃度すなわち緑の濃さと現存量（生育量）の間はかなり高い相関があることも、両者が分離して扱われなかった原因のひとつであろう。このようなことから、リモートセンシングの研究分野においても近年、各画素（Pixel）の中身、すなわち上記ブラックボックス内の構造解明とそのモデル化にも関心が高まっている<sup>164)</sup>。

一方、本研究が目的としているように、作物の診断や栽培管理への適用を意図した場合には、むしろ作物生体の生理的および生態的状态に関する情報を迅速に取得することが出発点となる。すなわち、葉面積やクロロフィル濃度に関する情報が迅速・簡便に推定できれば、生育調節上きわめて有用である。さらに、これらの形質を、前章までに検討した蒸散速度、気孔抵抗や光合成速度等の情報と同時に遠隔推定できることが望ましい。

第7章で論議したように、葉身クロロフィル濃度あるいは葉身窒素濃度は光合成速度に強く影響することが明らかである<sup>52,59,139)</sup>。また、葉面積の早期確保、過繁茂の防止と適正葉面積の維持といった観点からは、葉面積指数を定量的に把握することの必要性は高い。たとえば、水稻では、生育調節上幼穂形成期の葉色の判定が最も重要であり<sup>90)</sup>、タバコでは、収穫適期が葉色で判定され<sup>90)</sup>、一般に葉色で栄養状態が判別されることが多い。しかも、葉面積とクロロフィル濃度は、とも土壤窒素濃度に密接に関連しており、施肥などの栽培管理で比較的調節しやすい形質である。これに関連してはこれまでに、葉色を栽培に利用するための方法として、葉色診断法<sup>89)</sup>や葉緑素計が開発されている<sup>162)</sup>。一方、リモートセンシングの分野では湖水のクロロフィル濃度<sup>170)</sup>、群落の繁茂度やバイオマス<sup>11,13,72,117,122,131,145,150)</sup>、土地面積当たりクロロフィル量<sup>131,150)</sup>などを分光反射特性によってマクロに推定する試みが行われており一定の成果を挙げている。しかし、葉面積指数や葉身クロロフィル濃度の遠隔的モニタリングに関する研究はこれまであまり行われていない。特に、葉面積指数は農学的に重要

なパラメタであるが、現状ではサンプル調査に頼るほかなく、労力、精度など問題点も多いため、非接触測定法の有効性は大きいと思われる。

つぎに、作物の収穫適期の判断についてみると、发育ステージや体内水分含有率などがめやすにされる場合が多い。たとえば、飼料用トウモロコシでは黄熟期、体内水分約 75%のときがサイレージ原料としての収穫適期とされている。しかし、実際の収穫時期はむしろ圃場状態や労力配分など作業的な要因で決まることが多く、登熟期の判定基準も比較的あいまいで粗い。したがって、本研究で検討しているような作物の分光反射特性が、登熟程度の推定に利用できれば、定量的かつ簡便な適期判別が可能になる。あるいはマクロには、各地域における登熟状態についての広域情報として利用できる可能性もある。

以上のことから、本章では、群落における作物のクロロフィル濃度を遠隔的に推定するための基礎として、数種作物について群落表層葉身群の分光反射率の面的分布とクロロフィル濃度の面分布について検討した。それをふまえて、分光反射特性に基づいた葉身クロロフィル濃度の推定モデル作成とその問題点について論じた<sup>53,58)</sup>。さらに、分光反射特性と緑葉面積指数、および登熟程度の関係について基礎的検討を行った。

## 8.1 材料と方法

**実験 I：** 測定対象としておもにトウモロコシとダイズ、オオムギの圃場群落を用いた。そのほかにイタリアンライグラス、ヒマワリ、カンショの圃場群落についても同様の調査を行った。群落はすべて栄養生長中期～生殖生長初期にあり、草冠はよく発達していた。

分光反射率の面的分布の解析には群落のカラー写真を用い、ドラムスキャナシステム（阿部設計、2605型）および自作したパーソナルコンピュータ画像解析システムによって、光学的な赤緑青（RGB）3波長における濃淡の分布解析を行った（システムの詳細は第2章第4節に述べた）。

群落の分光反射率の測定にはポータブルフォトメータ（阿部設計、2703MM型）を用い、測定視野角は2°とした。基準の白色反射板としては印画紙の裏面を用いた。測定は原則として群落の斜め上方から行った（分光反射率測定のための装置と方法については第2章第3節に記述した）。計測したスペクトルデータはすべて小型のデータログに自動記録された。使用したポータブルフォトメータは1回の全波長域の走査に約 50 秒を要した。また、これと同時に、微気象データも多次元計測システムによって計測記録された。なお、推定モデルとしては適用範囲が広いことが望ましく、また測定条件を狭く限定することも実際には困難であるので、本実験では逆光になることを避けた以外、測定条件はできるだけ広範囲にとった。

葉身クロロフィル濃度の直接的測定には透過光式の葉緑素計（Minolta, SPAD-501）を用い、分布の検討には 1000 反復程度、その他は 50 反復以上測定して平均値を用いた（装置

と測定方法については、第2章第6節に述べた)。

#### 実験Ⅱ：

栽培方法と処理： 測定対象として12月中旬に播種された6品種の春播コムギ (*Triticum aestivum* L.; 'Ciano79', 'Genaro81', 'Pavon76', 'Seri82', 'Siete Cerros66', 'Yecora70') を用いた。実験圃場 (US-Water Conservation Lab., Phoenix, USA) の圃場規模は各区  $12\text{ m} \times 5\text{ m}$  で、6品種3灌水処理の合計18区が設けられた。6品種のコムギは播種方向南北、畦間隔  $0.18\text{ m}$  で条播された。1月4日に全区灌水し、その後灌水区Wと2種類の乾燥処理区D1, D2が設けられた。W区に対してはその後2月下旬, 3月中旬, 4月上旬, 5月上旬に灌水し、D1区に対しては4月中旬に1回, D2区に対しては2月上旬と4月上旬の2回灌水した。灌水量は各回それぞれ  $80\sim 100\text{ mm}$  であった。このほか降雨の影響が若干あるが、各区の土壤水分状態は中性子土壤水分計によって全生育期間にわたって連続的に測定することで確認された。収穫時期は6月上旬であった。なお、6品種のうち'Ciano79'は最も直立葉タイプの品種であり、'Yecora70'は最も水平葉タイプの品種であったので、データ解析にあたっては草型の最も異なるこれら2品種のデータをおもに用いた(第6章の「材料と方法」の項参照)。

群落の分光反射特性の計測および作物形質の測定：群落の分光反射率の測定には8種類のバンドをもった分光光度計MMR (Barnes, Modular Multiband Radiometer, 装置については第2章第3節に詳述した)を用いた。このセンサは背負い型の架台にセットされ、測定者は各区の測定領域にそって東西方向に設置された板の通路を移動しながら、分光反射特性を反復測定した。センサの観測方向は鉛直方向で、測定高さは群落上方約  $1\sim 1.5\text{ m}$  であった。この測定は生育初期を除いてほぼ1~2日間隔で行われた。すべての区を測定し終わるのに必要な時間は約20分であったため、ほぼその中間に10:30となるように測定開始時刻を選んだ。時刻10:30が選ばれたのは、人工衛星Landsat-IVが当地上空を通過する時刻にほぼ相当するためである。なお、Landsat-IVはMMRとほぼ同様の分光センサであるTM (Thematic Mapper)を搭載している。

各区群落の分光反射率は、標準反射白板の分光反射特性値に対する個々の測定値の比として計算された。標準反射白板は硫酸バリウム ( $\text{BaSO}_4$ ) を塗布した  $0.6\text{ m} \times 0.6\text{ m}$  のパネルで、これを水平に設置し、全測定の開始直前、中間時点および測定終了直後の3回測定した。個々の区に対する基準値は、これら3回の値から時刻で内挿することによって求められた。また、標準白板の波長別の補正<sup>79,121)</sup>およびMMRバンド5~7の温度補正<sup>65)</sup>が行われた。

作物のサンプリングは毎週2回の頻度で行われ、常法によって地上部乾物重、水分含有率が測定され、葉面積計を用いて緑葉面積が測定された。これらのデータから緑葉面積指数GLAI等が算出された。また、茎数、草丈のほか蒸散速度、気孔抵抗などの測定も定期的に行われ

た。

また、全生育期間にわたって乾球温度と湿球温度、日射量および風速など微気象要因が1分間隔で測定され、土壌水分状態が中性子土壌水分計を用いてほぼ隔日に測定された（これらについての詳細は第6章「材料と方法」を参照）。

## 8.2 結果と考察

### a. 群落表層における分光反射率の面的分布の解析

本項で述べる結果と論議は、すべて実験1で得られたデータに基づいている。

遠隔測定においては、直接的な測定の対象となるのは群落上層に分布する葉である。そこでまず、群落上層に分布する葉のクロロフィル濃度の実際的な分布を調べた。結果を図8.1に示した。これは、出穂前のオオムギ（ドリルムギ）の群落について、表層に分布する活動中心葉のクロロフィル濃度を1000箇所測定したものの頻度分布である。この図から、クロロフィルの濃度分布はほぼ正規分布に近い分布をとっていることが明らかである。これと同様の結果は、他の作物についても得られた。

したがって、圃場群落における葉身クロロフィル濃度の代表値としては、ここで得られた多数の反復測定値の平均値を用いることが妥当であると考えられる。群落の代表値を得るためには本実験で測定したように必ず多くの反復を必要とする。一方、分光器を用いれば、群落の任意の視野について、集約値としての分光学的情報が一瞬にして得られる。しかし、以下に検討するように、その光学情報から群落の真の代表値に近い値が推定できるかどうかの問題である。

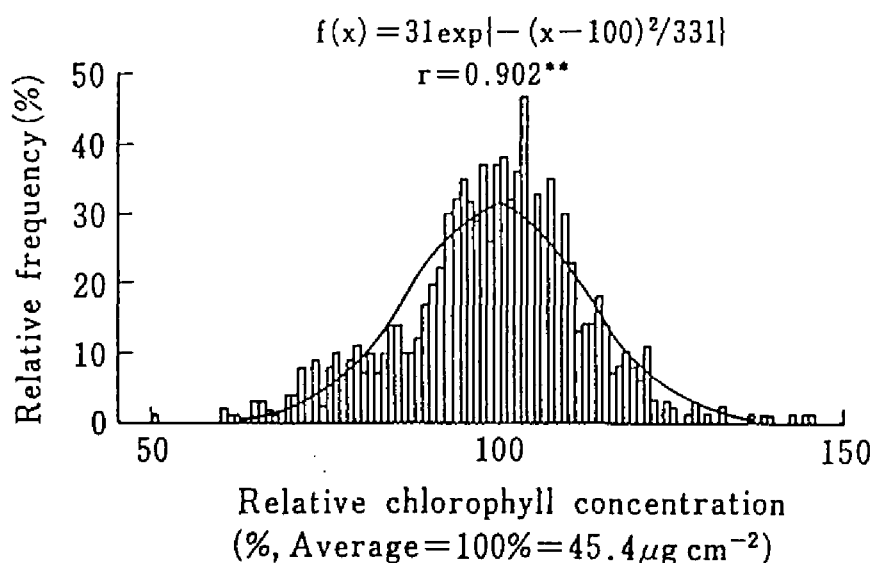
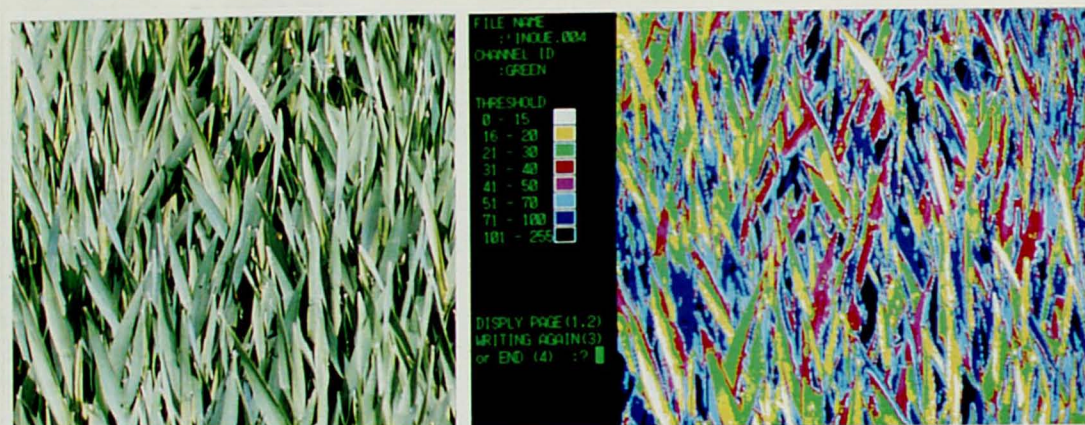


図8.1 オオムギ群落における葉身クロロフィル濃度の実際的な頻度分布

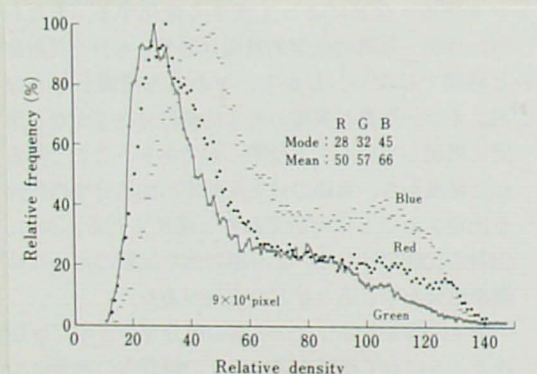


光学的測定の場合には視野内の不均一性ないしは分布が常に問題になるので、まず、カラー写真データに基づいて群落表層葉の光学的濃度の面的分布について調べた。解析結果を図8.2 a) ~ c), および図8.3 a) ~ d) に示す。図8.2は出穂前のオオムギ群落, 図8.3はトウモロコシ群落についての結果である。図8.2 a) と図8.3 a) はそれぞれオオムギおよびトウモロコシの自然色のカラー写真で、そのRGB濃度の面的頻度分布が図8.2 b) および図8.3 b) に示されている。これらの図から明らかなように、カラー写真の光学的濃度



a) オオムギ群落の自然色写真

c) Gバンドにおける光学的相対濃度をレベルスライスして画像表示したもの

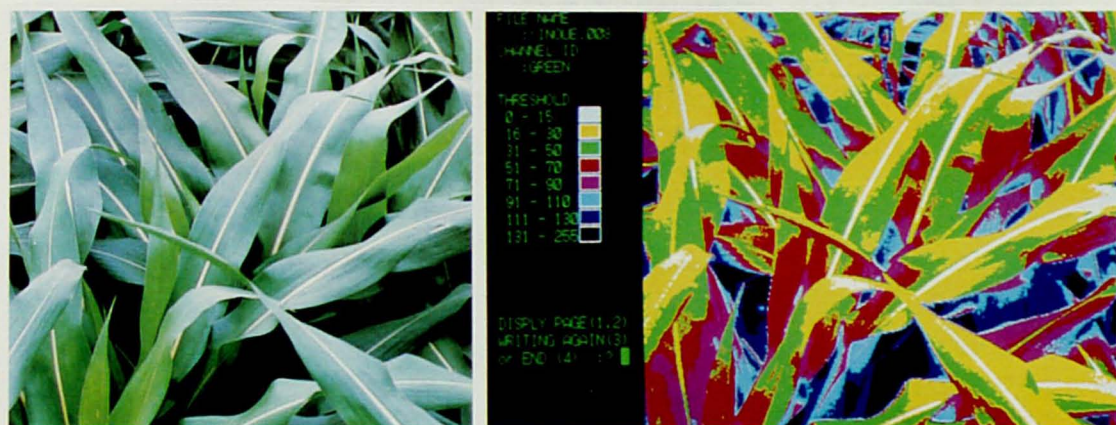


b) ドラムスキャナ解析によるRGB各バンドにおける光学的濃度の頻度分布

図8.2 オオムギ群落におけるRGBの光学的濃度の解析  
a) 自然色写真, b) 写真データから得られたRGB光学的濃度の頻度分布, およびc) Gバンドにおける面的濃度分布。

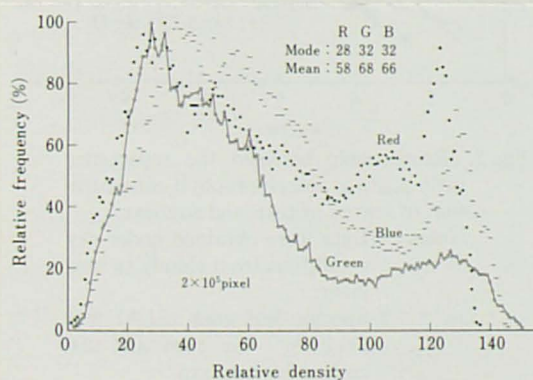


からみた群落表層葉群の分光反射率は、視野の取り方によっては2山型の分布となる。すなわち、視野の平均的な分光反射率は群落表層における葉身自体の反射率、あるいは図8.1で確認したような実際の葉群クロロフィル濃度の分布特性とは大きくずれることがわかった。また、RGB3色が同様のパターンを示すこともこの図から確認された。

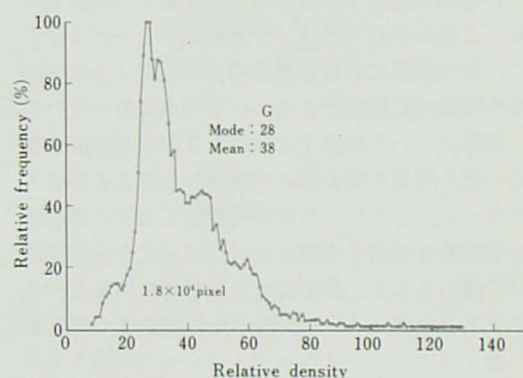


a) トウモロコシ群落の自然色写真

c) Gバンドにおける光学的相対濃度をレベルスライスして画像表示したもの



b) ドラムスキャナ解析によるRGB各バンドにおける光学的濃度の頻度分布



d) 陰を避けた視野についてのGバンドにおける光学的濃度の頻度分布

図8.3 トウモロコシ群落におけるRGBの光学的濃度の解析

a) 自然色写真, b) 写真データから得られたRGB光学的濃度の頻度分布, c) Gバンドにおける面的濃淡分布, および d) 陰の入らない部分についてのGバンド光学的濃度の頻度分布。

つぎに、頻度分布図に表わされた各相対濃度をもつ点が、実際にどのような面的分布をしているかをみた。G(緑)について相対濃度 90 付近を中心にレベルスライスして図化したものが、オオムギとトウモロコシについて、それぞれ図 8.2 c) と図 8.3 c) に示されている。これらの図から、とくに葉影の有無が光学的濃度に強く影響し、さらに一枚の葉の中でも角度の違いによっても濃度は微妙に変化することがわかる。ところで、一般にカラー写真のもつ色情報は、露出やフィルムの分光的特性、被写体のコントラストなどによって大きく変化する。すなわち、カラー写真の光学的濃度は必ずしも分光反射率と同値ではない。しかし、この点を考慮してもなお、自然色のカラー写真が実際の光学的濃度分布をかなり忠実に再現していることは明らかであり、得られた結果から、実際の分光反射率の面的分布の傾向を推定することは可能であると考えられる。なお、相対的比較ではなく、より絶対的な比較のためには標準板を写し込むなどの方法が考えられる。

図 8.3 c) を参照しながら、影の部分をつきでできるだけ避けるようにして視野を選び、その視野内の画素について光学的濃度の頻度分布をみたものを図 8.3 d) に示す。このように、影の少ない視野を選ぶことによって濃度分布の平均値とモードの差は改善されるが、群落表面を巨大な一枚の葉とみなして測定するには<sup>13)</sup>、なお葉影が本質的な誤差要因になると考えられた。

#### b. 分光反射率による葉身クロロフィル濃度の推定

本項で述べる結果と論議は、前項と同様すべて実験 I で得られたデータに基づいている。

前項 a. の結果を考慮しながら、つぎにトウモロコシとダイズの葉身クロロフィル濃度と分光反射率の関係について解析した。測定対象にしたトウモロコシおよびダイズの葉群の葉色は、濃緑色(クロロフィル濃度で約  $60 \mu\text{g cm}^{-2}$ ) から淡黄色(同約  $10 \mu\text{g cm}^{-2}$ ) までの広範囲であった。これらは農業研究センター実験圃場(つくば市)における多くの処理区から選ばれたもので、葉色の範囲は通常の圃場で起こる濃度範囲を十分カバーしている。葉色のような測定対象の特性の差は、反射率の変動係数が最小の波長における反射率と、変動係数が最大の波長における反射率の違いに最もよく現われると考え、作物ごとに各波長における反射率の変動係数を調べた。その結果、550 nm(赤)付近で最大、750~1050 nm(近赤外)で最小の変動

表 8. 1 トウモロコシとダイズにおける分光反射特性  $\rho_{850}/\rho_x$  と葉身クロロフィル濃度の間の相関分析

| V.L.(nm) | 400   | 425   | 450   | 475   | 500   | 525  | 550  | 575  | 600  | 625   | 650  | 675   | 700  | 750  | 850 | 950   | 1050  |
|----------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|------|------|-------|------|-------|------|------|-----|-------|-------|
| r (a)    | 0.49  | 0.48  | 0.47  | 0.47  | 0.64  | 0.86 | 0.83 | 0.86 | 0.86 | 0.82  | 0.79 | 0.67  | 0.82 | 0.42 | -   | -0.16 | -0.12 |
| (b)      | -0.53 | -0.53 | -0.49 | -0.42 | -0.08 | 0.49 | 0.67 | 0.63 | 0.49 | -0.10 | 0.03 | -0.03 | 0.63 | 0.51 | -   | -0.01 | -0.10 |
| (c)      | -0.23 | -0.25 | -0.25 | -0.16 | -0.02 | 0.36 | 0.47 | 0.38 | 0.33 | 0.10  | 0.09 | 0.08  | 0.57 | 0.49 | -   | -0.09 | -0.13 |

注) V.L.:波長  $x$ ,  $r$ :単相関係数, (a):トウモロコシ, (b):ダイズ, (c):aとbを込みにした場合。

係数が得られた。すなわち本実験の測定範囲では、実際のクロロフィル濃度の変化に対する波長別の感度は 550 nm 付近で最も高く、逆に 750~1050 nm の反射率は葉身のクロロフィル濃度に最も依存しなかった。

そこで、850nm の反射率  $\rho_{850}$  を基準にした各波長 ( $x$ ) の分光反射率比  $\rho_{850}/\rho_x$  と葉身群のクロロフィル濃度の関係を検討した (表 8.1)。Inada<sup>46)</sup> が個葉について得た結果と同様の 550 nm 付近のほか、700 nm にも比較的高い相関が認められた。しかし、いずれにしても相関係数は個葉について報告されている 0.95 という値に比べてかなり低いものになった。その原因として考えられるのは、前述した葉影のような面的な不均一性と、この実験では天候条件として曇天から快晴までいろいろな場合を含んでいる、という二つの点が大いと思われる。さらに、群落を対象とする場合には、分光反射率は表面の光学的濃度だけでなく、群落内の幾何学的立体構造とバイオマスによって大きく影響される。したがって、分光反射率は少なくともバイオマスと表面濃度の 2 要因の関数として考える必要があろう。両方の作物を込みにした場合には相関係数はさらに低下し、葉身クロロフィル濃度の推定という面からは、多くの作物に共通の関係式を利用できる可能性は低いと思われる。以下に検討するように、上記 2 要因だけでなく作物に固有な要因が分光反射特性に関与していることが推察される。

個葉クロロフィル濃度と相関係数の最も高かった分光反射率比  $\rho_{850}/\rho_{550}$  の関係を、作物ごとに図 8.4 に示した。この図から、分光反射率比  $\rho_{850}/\rho_{550}$  と実測した葉身クロロフィル濃度の関係は作物によって大きく異なることがわかる。葉の厚みの指標として、両者の SLA (比葉面積) を実測し図の注に示した。トウモロコシの SLA は平均  $212 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ 、ダイズでは平均  $406 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  で、ダイズとトウモロコシの SLA の比は約 2、すなわちトウモロコシの葉の厚みはダイズのその約 2 倍であることがわかる。一方、各作物についての回帰直線の傾きはトウモロコシで 8.39、ダイズで 3.15 と約 2.6 倍になっている。したがって、両作物におけるクロロフィル濃度と分光反射率比の関係の差のかなり部分 (単純計算で約 7 割) は、両者の葉の厚みの違いによるものと推定される。

以上のように両者の回帰式の差はおもに葉の厚みの影響と考えられるが、個葉の反射率には、そのほか葉の内部構造や、毛の有無など作物に固有な要因も影響することが明らかにされている。すなわちマメ科では表面に櫛状組織、裏面に海綿状組織が分布していて、両者の内部反射はかなり異なっており、一方、トウモロコシでは両組織が分化しておらず、表裏面の反射率の差は小さい<sup>104, 169)</sup>。また、葉の表面にある毛の密度やロウ状物質があるかないかなどの影響も無視はできないといわれている<sup>104, 169)</sup>。したがって、分光反射特性を利用したクロロフィル濃度の推定式は、このような各作物の特性を考慮しながら作成する必要があると思われる。相関係数はトウモロコシで 0.67\*\*、ダイズで 0.83\*\* と、統計的には有意であるが比較的低い値であり、同じ作物においても葉の厚みが気象や栽培条件によって異なってくることを考

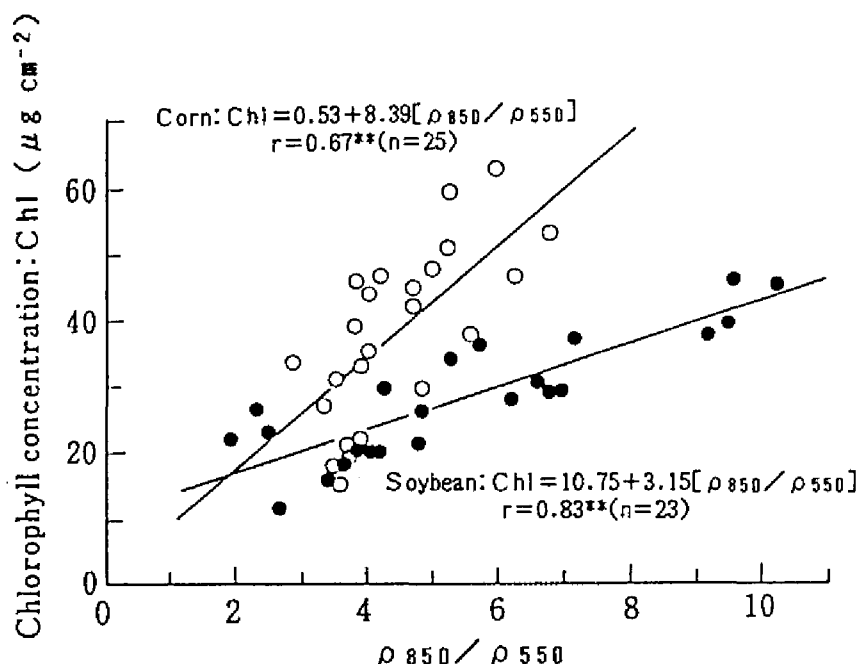


図8.4 トウモロコシとダイズにおける分光反射特性  $\rho_{850}/\rho_{550}$  と葉身クロロフィル濃度 Chl の関係

- 注 1) 比葉面積 (SLA) はトウモロコシ:  $211 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ , ダイズ:  $406 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ .  
 2) 測定データは曇天～快晴の天候条件下でとられた.  
 3) 図中  $\rho$  の添字は波長 (nm) を意味する.

慮すると、このままではあまり推定精度はあがらないと思われる。なお、葉色による診断<sup>89)</sup>においても、汎用化する場合には本実験結果と同様に、葉身クロロフィル濃度と葉色の関係に対する葉の厚みの影響も考慮する必要がある。

前述したように、個葉でなく群落を対象として観測する場合には、反射率は群落葉層全体のさまざまな特性によって影響される。すなわち、群落の分光反射率をもっとも単純に考えても、葉表面の光学的濃度と群落内の幾何学的構造およびバイオマスの影響が総合されたものとして求められる。実際、同一の LAI をもち幾何学的構造の異なる2つのコムギ品種の群落は、異なる反射率をもつことが報告されている<sup>66)</sup>。したがって、単位土地面積あたりの総量として推定するのがより直接的であり<sup>132, 150)</sup>、そのような評価指標は生態学的アセスメントなどには向いているかもしれない。しかし、個体あるいは群落の診断のためには、むしろ葉身クロロフィル濃度とバイオマスあるいは緑葉面積指数 GLAI を、別々の波長を利用するなどの方法で分離して同時に検出できることが望ましい。単位土地面積あたりの総量の推定値も、バイオマスあるいは GLAI で除すなどの補正をすることによって、葉身クロロフィル濃度の平均

値や葉面積などのより作物の生理生態的な形質の推定に結びつけることができると考えられる。

以上、葉身クロロフィル濃度を分光反射特性によって非接触で推定する方法について若干の検討を行った。このような方法は、分光センサとモデルによって、作物群落における葉身のクロロフィルの平均濃度を瞬間的に推定できるという利点は持っているが、個葉についての測定とは異なり、影などの面的な不均一性の問題や葉の厚みの問題があることが明らかになった。しかし、今後の可能性として、葉の厚みや形態的な構造を考慮したパラメタを各作物について決めること、群落の分光反射率に対するバイオマスあるいは葉面積指数  $LAI$  と個葉の光学的濃度の寄与率を分離すること、およびモデルによって天候などの計測条件の影響を消去するなどの対策によって、推定精度を上げることができると考えられる。

### c. 分光反射特性の生育に伴う変化、および緑葉面積指数との関係

本項で述べる結果と論議は、すべて実験Ⅱで得られたデータに基づいて行われる。

コムギのほぼ全生育期間にわたって測定された分光センサ MMR の各波長（8バンド）の反射率は、生育にともなって図8.5のように大きな変化を示した。図8.5 a) に示した MMR 1, 2, 3 は可視域のバンドで、それぞれ青、緑、赤の波長に相当する。これら3バンドの反射率は生育初期には高いが、植被率の上昇とともに低下する。その後、群落が繁茂している間の反射率は低く推移し、変化幅も比較的小さいが、登熟期の後半には再び上昇する傾向がある。このような変化から、可視域の反射率は生育初期には植被と土壌の比率に支配され、生育後期には黄化枯死程度に大きく影響されることがわかる。そして、植被率がある程度以上高くなると、群落状態の変化は単バンド反射率にはあまり反映されないと推察される。

一方、図8.5 b) に示した MMR 4 と 5 は近赤外域、MMR 6 と 7 は中赤外域に相当する。各バンドの反射率の差は生育のごく初期には比較的小さいが、その後、生育が進につれて、作物と土壌の比率、土壌水分などに影響されて大きく変動する。しかし、植被率がある程度以上高くなると、急激な変動はなく比較的安定してくるが、反射率の各バンド間差はきわめて明瞭になる。この時期には近赤外バンドの反射率がとくに高く推移し、中赤外バンドは可視バンド同様低く推移する。また、生育後期における MMR 4 と MMR 5～7 の変化が逆傾向にあることが注目される。これらの差や変化の方向は、バンド間で反射率の比率をとるなどの処理をすると、その特徴が拡大されたり、マスクされたりするため注意が必要である。

つぎに、この実験で調査されたコムギの緑葉面積指数  $GLAI$  の推移を図8.6 に示した。 $GLAI$  は両品種とも通日 (Day of the year: DOY) = 40 日頃まできわめて小さいが、その後急激に増加し、通日 = 80 前後に最大値をとった後、増加期とほぼ同程度の速さで減少していく。

土壌水分処理（実測値の推移は第6章の図6.2で示された）の影響には、両品種とも同一の傾向が認められた。すなわち、生育の前半に乾燥ストレスがかかったD1区で  $GLAI$  の増加速度が最も低く、最大  $GLAI$  の値も最も低かった。逆に前半の乾燥ストレスが弱かったD

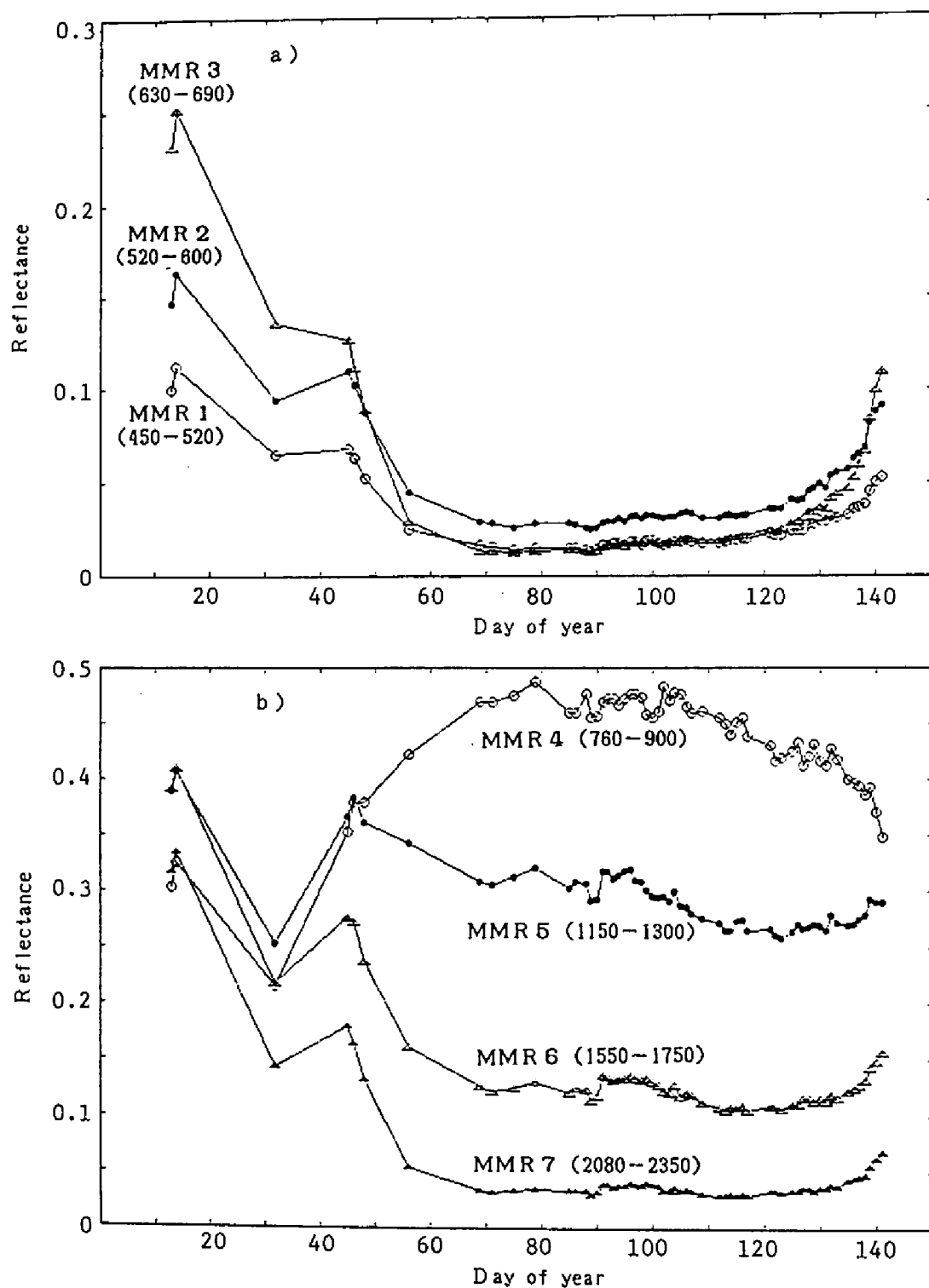


図8.5 生育にともなう各分光バンドにおける反射率の変化

注 1) 図示したのはコムギ品種 'Ciano79' W区の測定値。  
 2) 図中の数値は波長 (nm) を意味する。以後同様。

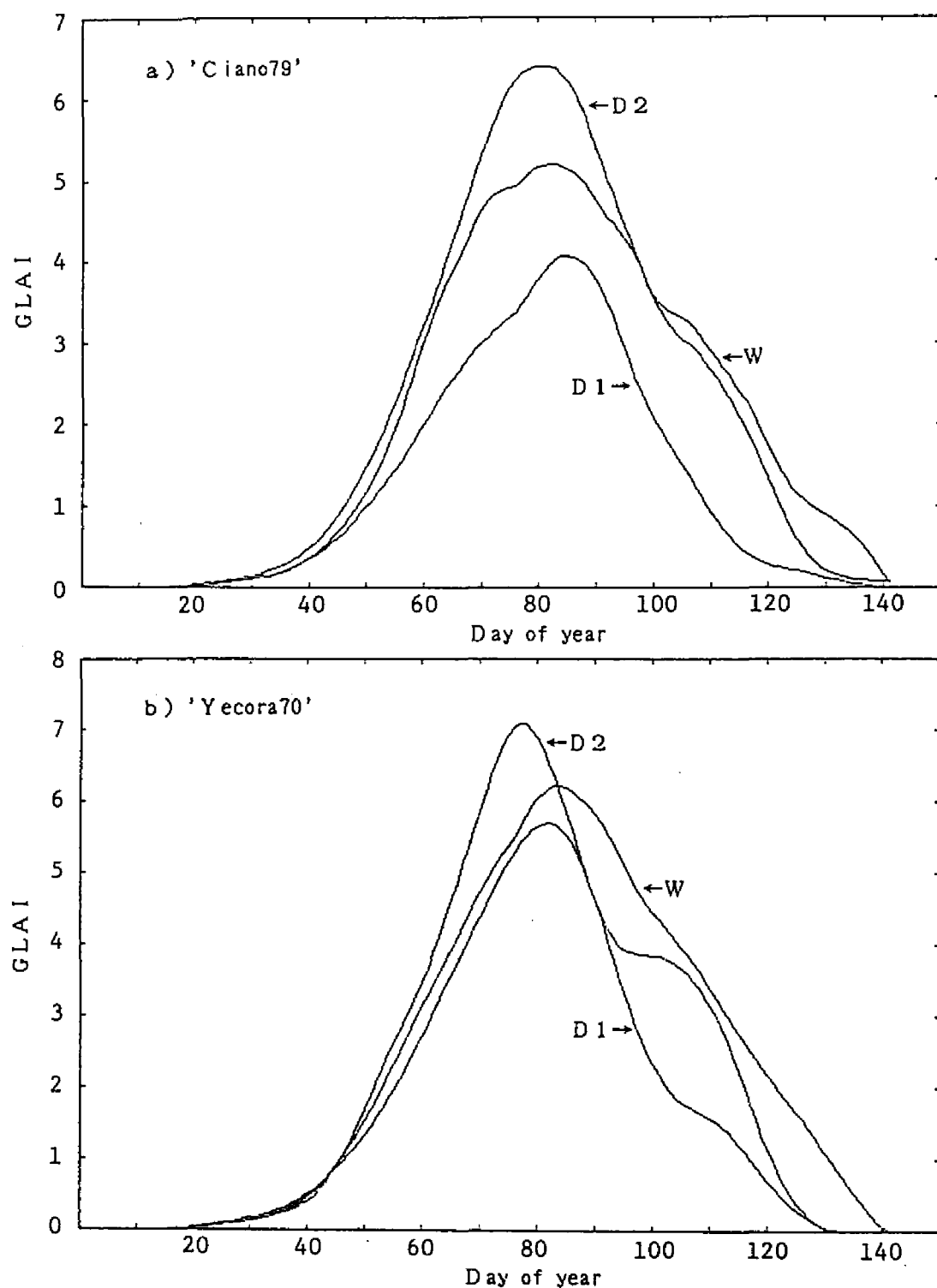


図8.6 コムギにおける緑葉面積指数GLAIの生育に伴う推移  
 注) 任意の日のGLAIを統計学的方法(Sliding Polynomial Fitting Method)によって実測値から計算した。



2では、GLAIの増加速度が大きく、最も早い時期に最大GLAIに達し、その値も一番高かった。W区はこれらの中間的な推移をとったが、GLAIに他の2区のような急激な変化がなく、GLAIの高い期間が比較的長く維持されたことが特徴的であった。なお、図示した変化曲線は毎週2回採取されたサンプルの葉面積から、統計的な手法(Sliding polynomial curve fitting method)によって、毎日の値を推定したものである。群落の真のGLAIは、本来ゆっくりとした曲線の変化をすることから、測定誤差の大きい個々の日の値よりも、経時の変化パターンを考慮した推定値のほうが信頼性が高いものと推察される。

つぎに、上で示された長期間の2種類のデータ、すなわち分光反射率とGLAIの間になんらかの関係を見出すために以下のような解析を行った。まず、各バンドおよびバンド間の比とGLAIの相関関係を調べた。その結果、従来算出されることの多かった2種類の繁茂度指数VI(Vegetation Index)、すなわち近赤外(NIR)と赤(RED)の比率( $NIR/RED$ )、および両者の差と和の比率(Normalized Difference):  $ND=(NIR-RED)/(NIR+RED)$ よりも、中赤外バンドMMR6と赤バンドMMR3の比、および青バンドMMR2と赤バンドMMR3の比の2つの方がやや高い相関係数を示した。いま、これら2種類の比をそれぞれ次のように書く。

$$\rho_{1650}/\rho_{660}=MMR6/MMR3, \quad \rho_{560}/\rho_{660}=MMR2/MMR3$$

ここで、 $\rho$ 各波長域における分光反射率を意味し、添字の数値はそのバンドの平均波長(nm)を示す。これら2種類の比の生育に伴う推移を図8.7a)、b)に示した。両者ともその変化のパターンは、図8.5に示した単一バンドの反射率の推移パターンとはまったく異なったものになり、一方、図8.6に示したGLAIの変化パターンとはきわめて類似しており、区間にみられるGLAIの差も比較的良好に反映していることがわかる。

そこで、 $\rho_{1650}/\rho_{660}$  および  $\rho_{560}/\rho_{660}$  とGLAIの関係を、草型の最も異なる2品種全処理区について、それぞれ図8.8と図8.9に示した。まず、 $\rho_{1650}/\rho_{660}$  とGLAIの間には、個別の処理区についてはきわめて高い相関係数(0.97~0.99)が得られ、品種ごとの相関係数も0.95~0.96と高かった(図8.8)。一方、2品種込みの相関係数は0.93とやや低下した。すなわち、図中の点配置からも明らかなように、ひとつ一つの区における $\rho_{1650}/\rho_{660}$  とGLAIの関係は、生育を追ってきわめて滑らかに変化し直線性も高い。しかし、各区の回帰直線には少しずつズレがあり、その差がとくに品種間において大きい。すなわち、直立葉タイプである'Ciano79'では、同一のGLAIをもつ水平葉タイプの品種'Yecora70'よりも、分光反射率比 $\rho_{1650}/\rho_{660}$ の値が大きい傾向がある。そして、これが全体としての相関係数を低くしている。このことは、 $\rho_{1650}/\rho_{660}$ がGLAI以外にも幾何学的構造など各品種に固有な何らかの差によって影響されていることを示唆している。したがって、絶対値の推定にはいまだ問題が残るが、個別の処理区についての生育に伴う変化を比較する場合

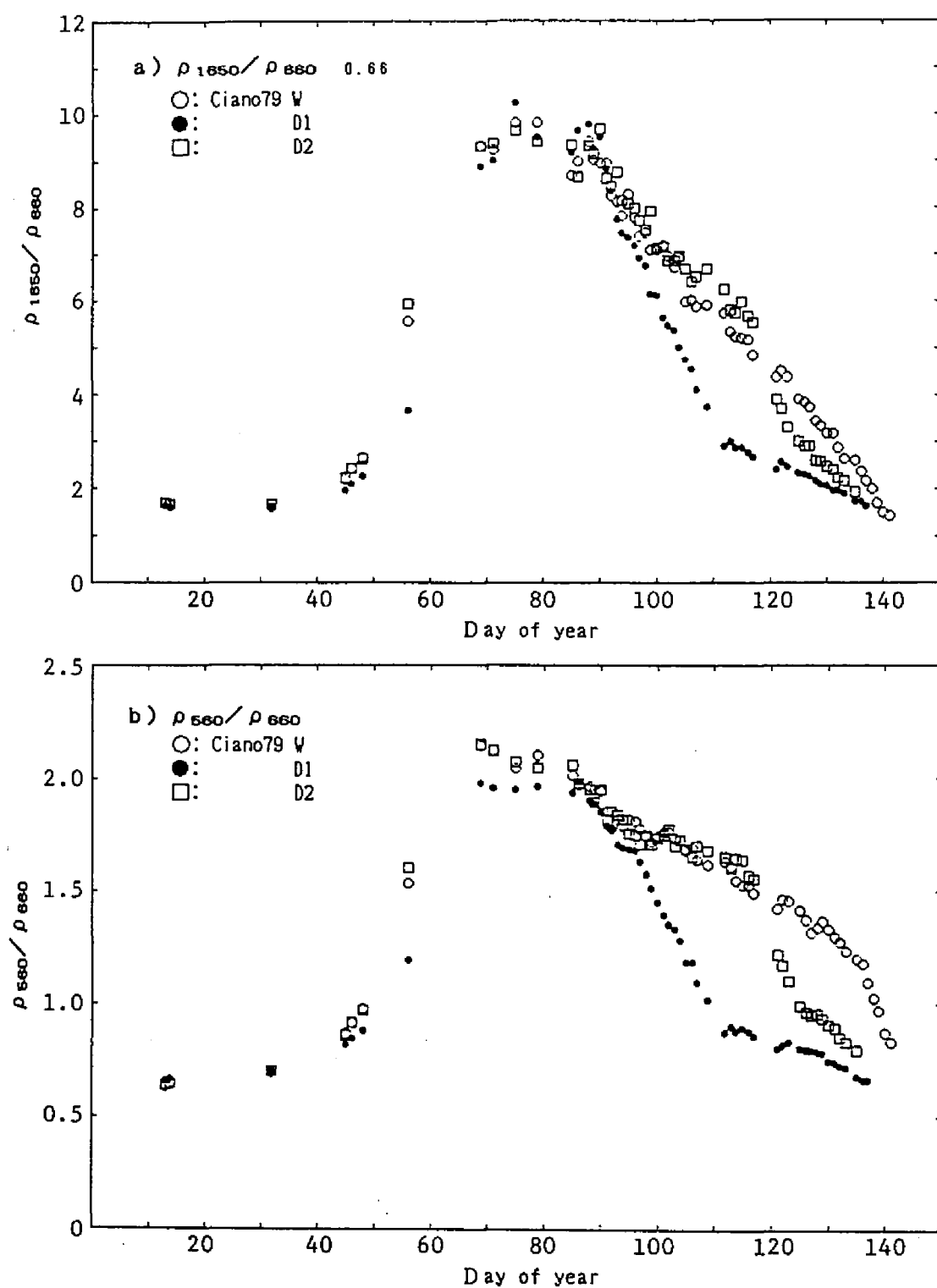


図8.7 分光反射率比  $\rho_{1650} / \rho_{660}$  および  $\rho_{560} / \rho_{660}$  の生育に伴う変化

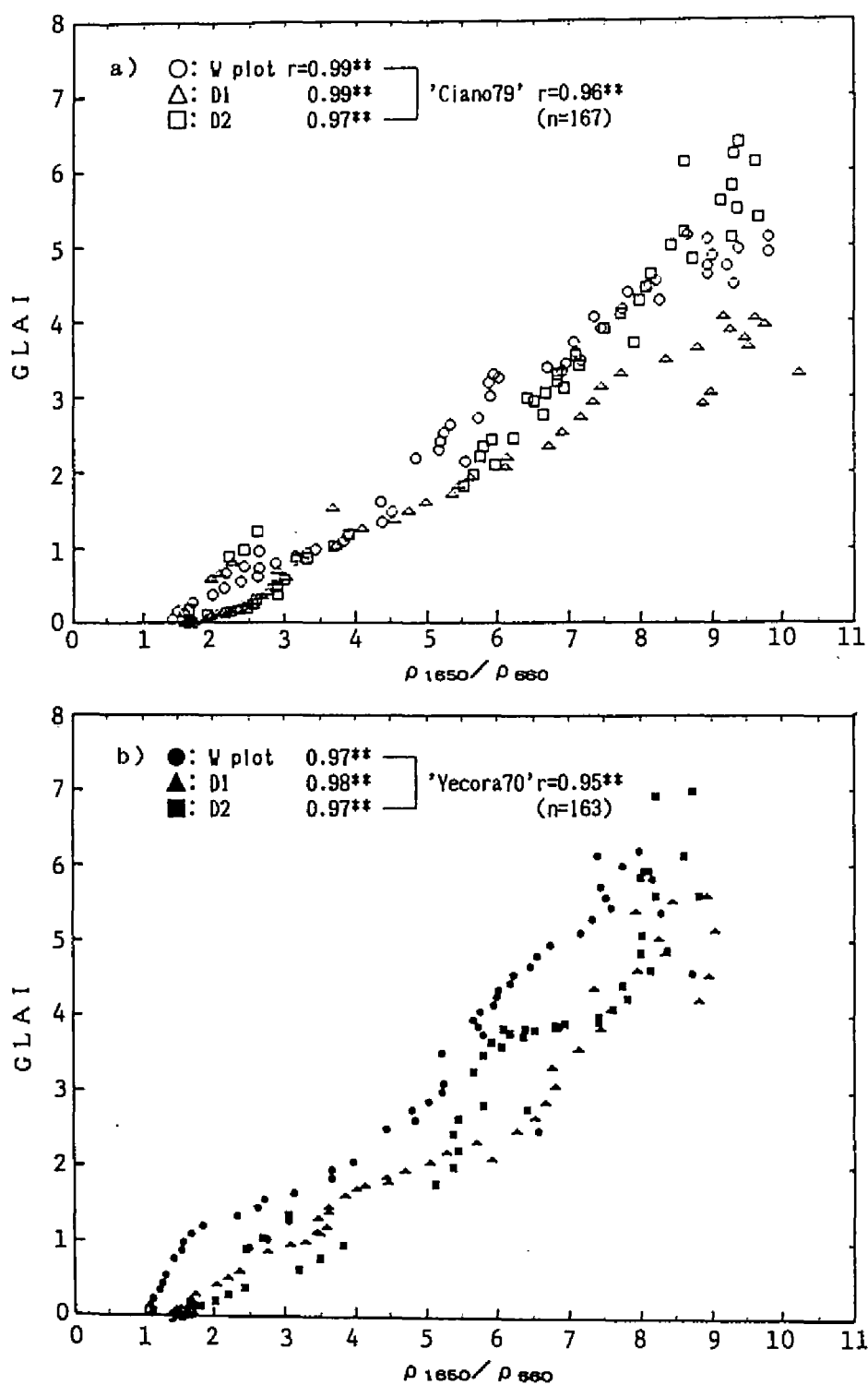


図8.8 緑葉面積指数GLAIと分光反射率比  $\rho_{1650}/\rho_{660}$ の関係

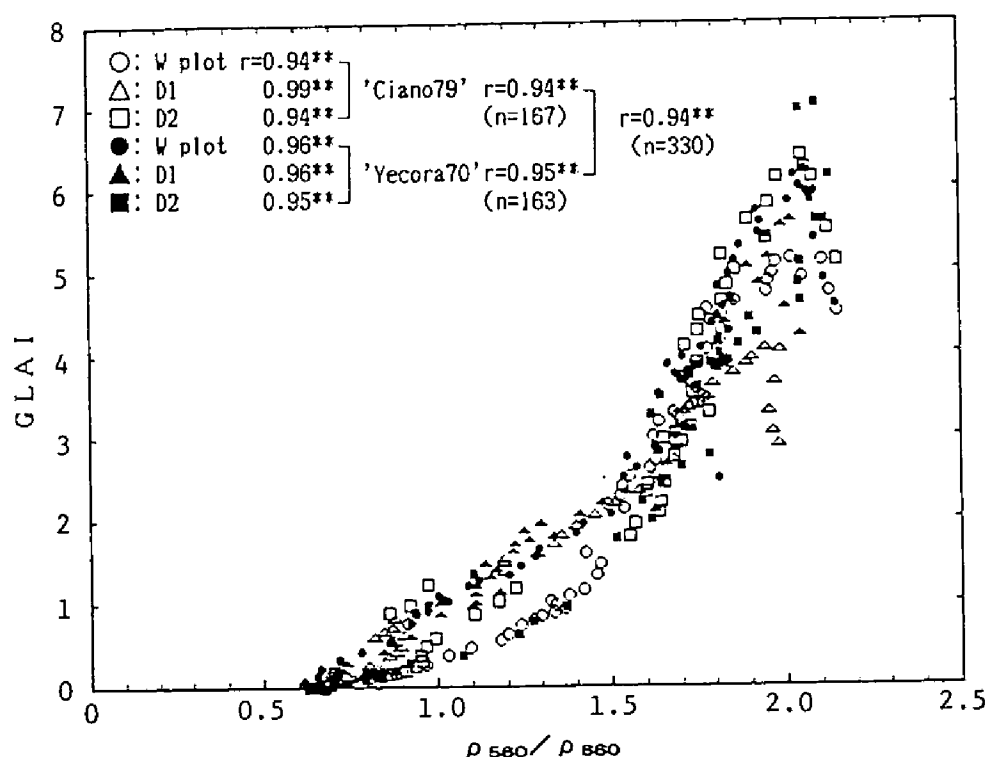


図8.9 緑葉面積指数GLAIと分光反射率比 $\rho_{560}/\rho_{660}$ の関係

のように、相対的な変化を経時的に追跡するといった目的には使える可能性が高い。つぎに、 $\rho_{560}/\rho_{660}$ とGLAIの関係(図8.9)では、一つひとつの区での相関係数は $\rho_{1650}/\rho_{660}$ の場合よりも低い(0.94~0.95が多い)、すべてを込みにした場合の相関係数では逆にこちらの方が高い(0.94)。これは、 $\rho_{560}/\rho_{660}$ が $\rho_{1650}/\rho_{660}$ にくらべて、群落の幾何学的構造の影響を受けにくいことを示している。しかし、個々の区についての比較からみる限り、 $\rho_{1650}/\rho_{660}$ の方が $\rho_{560}/\rho_{660}$ よりも直線性がよい。

本実験では、上記2種類の分光反射率比がGLAIとの間に最も高い相関係数を示したが、比較のため、一般的によく算出される葉茂度指数であるNIR/RED(近赤外と赤の比)ならびにNDと緑葉面積指数GLAIの関係も試算した。図8.10にその結果を示した。図のa)に示した $\rho_{830}/\rho_{660}$ とGLAIの関係は、 $\rho_{1650}/\rho_{660}$ の場合と類似した分布になっているが、こちらの方がバラツキが大きく相関係数も低かった。また、 $\rho_{1650}/\rho_{660}$ の場合にみられた品種間差は、さらに広がっており、このバンド比の方が群落の幾何学的構造の差の影響を受けやすいことがわかる。一方、同図b)に示したNDとGLAIの関係は他の反射率比ときわめて異なったパターンとなった。すなわち、GLAIが2程度までは両者の間に比較的直線的な関係があるが、GLAIがそれ以上になるとNDはあまり変化せず、GLAIが3以

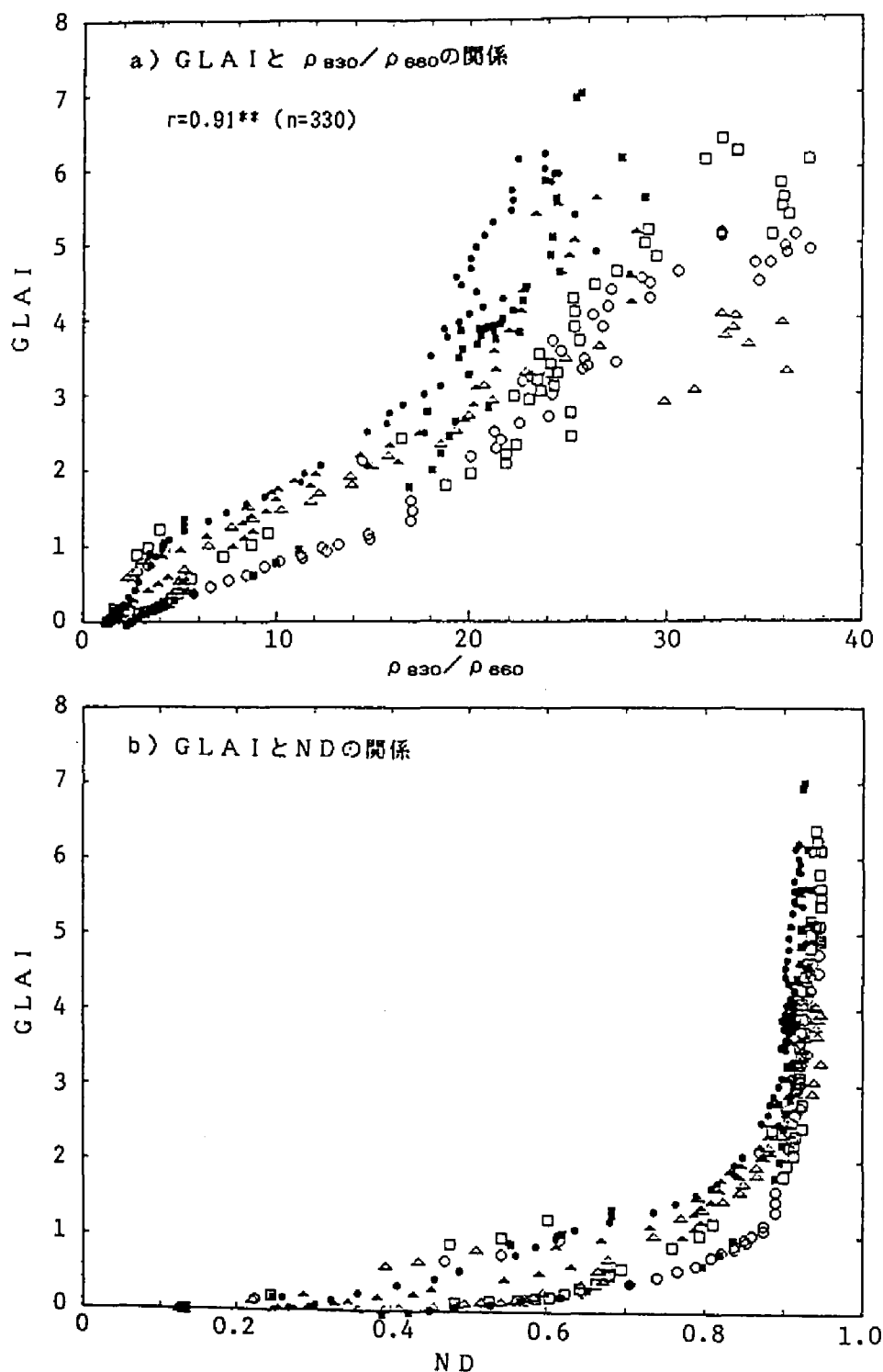


図8.10 緑葉面積指数GLAIと葉茂度指数 $\rho_{830}/\rho_{660}$ およびNDの関係

注) ND (Normalized Difference) は  $(\rho_{830} - \rho_{660}) / (\rho_{830} + \rho_{660})$  として算出した。

上になるとNDはGLAIの変化をほとんど反映できない。全体としては指数関数的な回帰式をあてはめれば、回帰の決定係数はかなり高くなると思われるが、GLAIが3以上の領域であまりにも感度が低いことが問題となる。

いわゆるリモートセンシングの分野では、一般的に相関係数をたよりに分光反射特性と対象の性質との対応関係を抽出している。そしてこの場合、多くの波長における分光反射率データからなんらかの指数、すなわちNDなどのVI (Vegetation Indices) が算出される。実際、コムギの栄養生長期について、本実験で用いたと同様のセンサ(7種類のバンド)によって得られたデータから1120種類の指数が作られた例もある<sup>15)</sup>。しかし、本実験で検討したように、各指数のとLAIとの相関係数すなわち推定能力の差は比較的小さく、測定対象の微妙な変化や測定条件など他の要因によって順位が逆転することも多い。したがって、完全な精度を保証するような指数は未だになく、前述の例でも1120種類のなかから選ばれたにしろは精度が高いとはいえない(多くの作物形質について $r=0.88\sim0.92$ )。本実験の結果についても、本実験で用いた対象と測定条件の範囲において成立するものであって、他の対象や条件への単純な適用には問題があると推察される。しかし、一般に精度は適用場面における必要精度を満たしておればよく、このような方法における精度は、非破壊非接触、瞬間的、広域的などの利点とのバランスを考慮しながら検討されるべきであろう。

以上のことから、今後はさらに種々の条件や種々の対象について、それらの差異をデータとして記録しながら、分光反射特性と対象形質との研究事例を積み重ねることが必要であろう。

さらに、測定対象の構造や構成成分などと個々の波長の反射特性についての、厳密な関係を明らかにして、それを組み上げることによって対象の本質に迫ることも必要であると思われる<sup>81)</sup>。たとえば、中赤外域では水分子による吸収が特異的に低く、そのために葉の反射率もこの波長域では特異的に高くなる<sup>17)</sup>。このように、水、各体内成分など物性の異なる個々の対象がもつ基本的な分光的吸収・反射・透過特性を明らかにしていくことが重要である。そして、一方では、群落の構成要素を茎、葉、穂および背景土壌に分け、その空間的配置や葉の表面構造、内部構造などの影響を操作性のある数値モデルとして構築することも有効な方策である。そして、これら二つを結びつけることができれば、複数の分光反射特性を対象の複数パラメータと関係づけた機構的なモデルに展開することができる。

#### d. 分光反射特性と登熟程度の関係

本項で述べる結果と論議は、すべて実験Ⅱで得られたデータに基づいて行われる。

一般に作物の成熟期の判定は外部形態や色の変化を観察したり、穀実の水分を実測することによって行われている。たとえば、水稻では穀実の水分が約24%で穂首まで黄変した時、コムギでは粒の約80%が淡褐色に変わり硬くなった時が収穫適期とされている。また、トウモロコシがサイレーズ原料として利用される場合、含水率がサイレーズ品質に大きく影響するこ

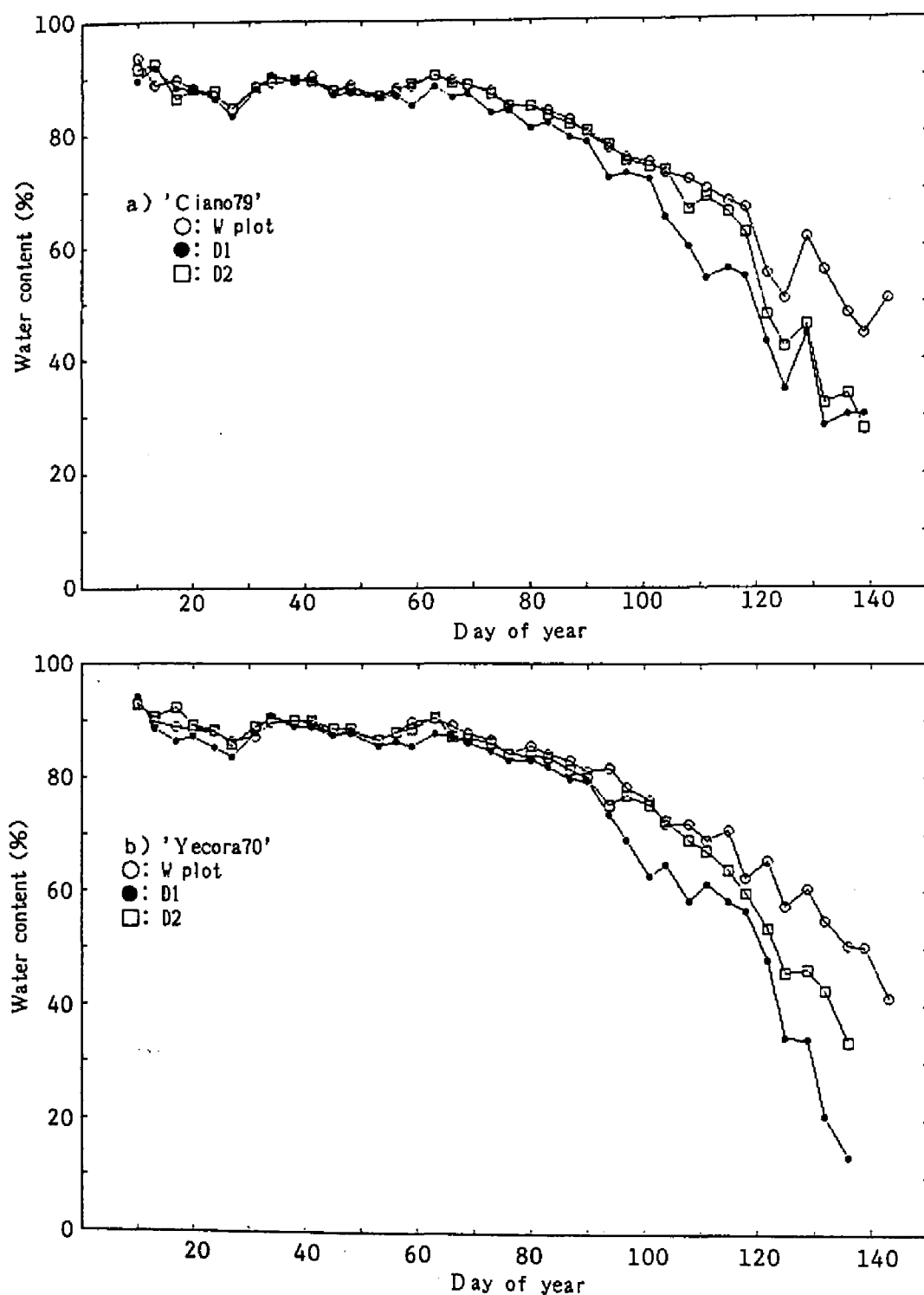


図8.11 コムギにおける体内水分含有率の生育に伴う推移  
注) 出穂期はD O Y = 90日前後であった。

とから、体内水分が約 75 % 程度の時すなわち黄熟期が収穫期として最良とされている。さらに、トマトや果実などでは、果色が成熟の判別基準になっている。このように、作物体の一部あるいは全体の色の変化が、なんらかの形で成熟の判別に使われていることが多い。このことは、作物の成熟程度が分光反射特性として検出できる可能性のあることを示唆している。

ここでは、実験Ⅱでコムギについて得られたデータを用いて、コムギの登熟程度と分光反射特性の関係について解析を試みた。なお、任意の時点における登熟の進行状況を的確に表わす指標がないため、本解析では登熟程度を作物体の水分含有率で代表させることにした。

まず、コムギの全生育期間における体内水分含有率の推移を図 8.11 に示した。水分含有率は最大葉面積指数に達する時期（通日=70~80）までほとんど一定で、処理による差も認められない。しかし、その後だんだん低下し、出穂期（通日=100 前後）を過ぎると急速に水分含有率が低下していくことがわかる。そして、登熟期には処理間差が比較的明確に現われ、乾燥ストレスのかかった D1、D2 区では体内水分含有率も低い傾向がある。

実際、D1、D2 区では黄化と枯死が早く、W 区に比べて登熟期間が短縮された。以上のことから、少なくとも登熟期間においては水分含有率が登熟進行状況の指標として使えると判断した。

つぎに、登熟期の体内水分含有率と分光反射特性の関係を調べ、表 8.2 のような結果を得た。3 種類の分光反射率比  $\rho_{560}/\rho_{660}$ 、 $\rho_{830}/\rho_{490}$ 、および  $\rho_{830}/\rho_{560}$  は水分含有率との間に比較的高い相関があり、特に  $\rho_{560}/\rho_{660}$  では 2 品種込みで 0.94\*\* と、もっとも高い相関関係が得られた。しかし、この高い相関関係は最大葉面積指数の時期（通日=90 前後）

表 8.2 コムギにおける水分含有率と各種分光反射特性との間の単相関係数

| Cultivar Plot |       | Spectral reflectance ratio |               |                         |               |                         |               |
|---------------|-------|----------------------------|---------------|-------------------------|---------------|-------------------------|---------------|
|               |       | $\rho_{560}/\rho_{660}$    |               | $\rho_{830}/\rho_{490}$ |               | $\rho_{830}/\rho_{560}$ |               |
|               |       | Total                      | DOY $\geq$ 90 | Total                   | DOY $\geq$ 90 | Total                   | DOY $\geq$ 90 |
| 'Ciano79'     | W     | 0.36                       | 0.96**        | 0.35                    | 0.96**        | 0.33                    | 0.95**        |
|               | D1    | 0.61                       | 0.93**        | 0.53                    | 0.91**        | 0.52                    | 0.92**        |
|               | D2    | 0.51                       | 0.99**        | 0.50                    | 0.98**        | 0.47                    | 0.98**        |
|               | Comb. | 0.53                       | 0.95**        | 0.48                    | 0.93**        | 0.47                    | 0.93**        |
| 'Yecora70'    | W     | 0.58                       | 0.98**        | 0.48                    | 0.96**        | 0.50                    | 0.95**        |
|               | D1    | 0.66                       | 0.95**        | 0.59                    | 0.97**        | 0.57                    | 0.97**        |
|               | D2    | 0.49                       | 0.97**        | 0.37                    | 0.97**        | 0.35                    | 0.93**        |
|               | Comb. | 0.59                       | 0.94**        | 0.50                    | 0.93**        | 0.50                    | 0.91**        |
| Combined      | —     | 0.56                       | 0.94**        | 0.47                    | 0.89**        | 0.45                    | 0.88**        |

注 1)  $\rho_{560}/\rho_{660}$ : 緑/赤,  $\rho_{830}/\rho_{490}$ : 近赤外/青,  $\rho_{830}/\rho_{560}$ : 近赤外/緑で  
数値はそれぞれ各バンドの平均波長 (nm) を示す。

2) Total: 全生育期間, DOY $\geq$ 90: 登熟期間に相当, W: 灌水区, D1: 土壌乾燥区 1,  
D2: 土壌乾燥区 2, Combinedあるいは Comb.: 前記を込みにした場合。

3) \*\*: 1%水準で有意。



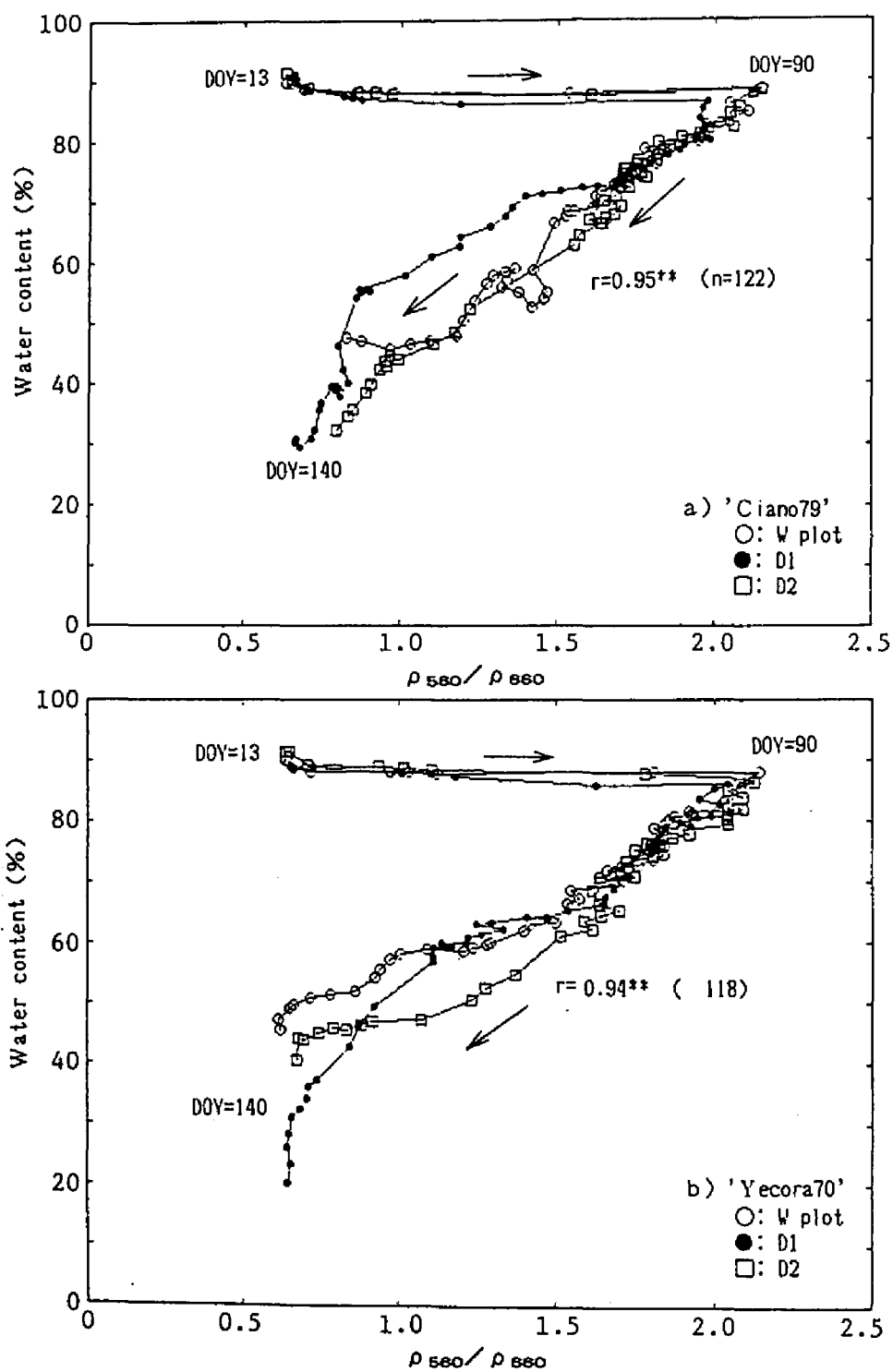


図8.12 コムギの水分含有率と分光反射率比  $\rho_{580}/\rho_{660}$  の関係の生育に伴う変動

から 成熟期までの期間に限ったものであり、表中に併記したように、全生育期間についての相関は低かった。そこで、 $\rho_{560}/\rho_{660}$  と水分含有率の関係を時期的に追跡してみると、図 8.12 のようであった。すなわち、 $\rho_{560}/\rho_{660}$  の値は生育初期から通日=90日の頃以前には水分含有率に関係なく極めて一定であるが、その後急激に向きを変えて原点に向かっていく。したがって、 $\rho_{560}/\rho_{660}$  をはじめ上記の分光反射特性値は、いずれも本質的には体内水分含有率と関係がなく、単に登熟期に限って水分含有率と相関の高いなんらかの形質と深い関連をもつものと推察される。いいかえれば、群落の色合いのような性質の方が、これらの分光的特性値と関係が深いものと考えられる。したがって、実際には作物の色の変化が判別基準にされることを考慮すれば、登熟の指標としてここで用いた体内水分含有率よりも、むしろ分光反射特性自体の方が成熟度に密接な色情報を与えることになる。6品種すべてについて、登熟期だけの  $\rho_{560}/\rho_{660}$  と水分含有率の関係をみると、品種ごとの相関係数は 0.9~0.97、全体品種込み ( $n=769$ ) で 0.93 とかなり相関係数の高い一定の傾向が認められた。したがって、この期間に限れば水分含有率の低下をある程度推定できるが、精度的にはまだ不十分である。今後は、体内水分含有率よりもむしろ、成熟過程における群落の色データや穀粒の水分データなどを多数集め、分光反射特性との関係を解析することが必要である。

## 第9章 総合考察

### 9.1 作物の環境生理的生産活性の評価指標についての理論的検討

#### a. 蒸散速度からみた生理的活性の指標化に関する考察

第2章～第8章においては、作物の生理状態をリアルタイムで遠隔的にモニタリングするための種々の基礎的検討を行った。このような方法によって、野外条件下で生育する作物のさまざまな状態値を検出・監視することが可能になったとき、それらの値を直接利用することはいうまでもなく、さらに高次元の評価基準へと結びつけていくことが必要であろう。本節では、野外における作物の生産的活性を、蒸散速度に基づいて評価する方法について、理論的検討を試みた。

第5章と第6章の結果から、葉における水蒸気・ $\text{CO}_2$  ガス交換を気孔抵抗が律速しているという前提が成立する場合には、気孔抵抗は作物自体の環境生理的状态の診断指標として最適であると思われる。実際、第7章の結果からは、広い範囲にわたってこの前提を置けることが示唆された。したがって、気孔抵抗は作物生理機能の検出値として、作物・品種間の能力差、土壤乾燥など環境ストレスに対する反応特性の比較・評価などに利用できる可能性がきわめて高い。本研究で検討したような方法によって、気孔抵抗についての情報が迅速簡便に得られれば、上記のような多くの場面で利用できる可能性があると思われる。

しかし、各時点における物質生産的活動の指標としては、蒸散速度や光合成速度などの物質交換速度がより直接的であろう。実際、蒸散速度ならびに光合成速度は、外気の状態にも依存しつつ変動する。たとえば、仮に気孔抵抗が同一でも、気孔外の水蒸気圧差あるいは $\text{CO}_2$ 濃度差が2倍になれば、蒸散速度や光合成速度もそれに比例して増加するからである。いいかえれば、水が十分に過不足なくある場合には、水消費量は大気飽差の積算値と相関が高く、逆に水が不足してくると、気孔抵抗が収量性を強く支配し、したがって、水消費量と収量性の関係が密接になってくるものと考えられる。そして、多くの地域や環境条件下における相互関係の実態は、これら両極の間に分布しているとみなせる。

また、各作物品種の各時点における蒸散速度、光合成速度を絶対的基準に対して指標化できれば、同一実験のデータでなくても生産特性を比較できるはずである。なお、本研究で論議した蒸散・光合成に対する気孔抵抗は、ともに葉抵抗 (leaf resistance) ともいうべきもので、クチクラ抵抗を含む見かけの気孔抵抗である<sup>24, 36, 88)</sup>。そして、これらの論議では、蒸散速度・光合成速度がともに気孔抵抗と葉面境界層抵抗に律速されていることを前提としてきた。いいかえれば、気孔内の水蒸気圧は飽和状態にあり<sup>35)</sup>、また、葉肉抵抗などの内部抵抗は通常は小さく、細胞内 $\text{CO}_2$ 濃度は気孔内の $\text{CO}_2$ 濃度に近い<sup>20)</sup>ことを前提条件にしている。しかし、環境条件によっては気孔抵抗が蒸散速度や光合成速度の制限要因にはならず、内部

抵抗や生化学的プロセスが律速する場合があることも指摘されている<sup>20,70)</sup>。

ところで、第5章に詳述したように、蒸散速度は気孔抵抗と飽差の関数として表わされるだけでなく、葉身における熱の交換過程において成立するエネルギー保存式によって表わされる。これらのことから、エネルギー収支から求められる蒸散速度を直接指標化できれば、生理学的な仮説の前提を最小限にして、作物生理状態の評価に結びつけることができる。しかも、要水量の考え方に明らかなように、水消費と収量の間には密接な関係があり<sup>29)</sup>、水利用効率の評価にも関連づけることができる。

気象学の分野では、蒸発能、蒸発散能という概念が一般に用いられ、それぞれ、十分湿った広い水面からの蒸発量ならびに完全植被状態の耕地からの蒸発散量と定義されている<sup>106)</sup>。そして、これらを野外条件下で評価するために、飽差や気温との間に種々の経験式や解析式が提出されている<sup>105,146,154)</sup>。しかし、いずれも自然環境の気候的特性の把握や灌排水計画のためのマクロな評価を目的としており、算出期間も1シーズン、1か月、短くても1日以上である<sup>99)</sup>。また、群落からの蒸散量を蒸発能と葉面積指数LAIの関数として表わす経験式が提出されている<sup>119)</sup>。しかし、実時間あるいは個葉での研究はみられない。

さて、蒸散速度は各時点の日射量、気温、飽差、風速などの微気象条件、ならびに気孔抵抗に代表される体内状態に依存しつつ時々刻々変動している。したがって、任意の微気象条件下における値の相対的比較を可能にするためには、これらの外的要因の影響を除去するための方策が必要である。ここではそのための基準として、葉と同一の微気象条件下における自由水面からの蒸発速度 $E_0$ を考える。以下に仮想水面からの蒸発速度と蒸散速度との関係について議論する。

第5章で検討したように、葉身におけるエネルギー収支から蒸散速度を求める場合、気孔抵抗や葉肉抵抗など蒸散のメカニズムに関係なく、全体としての蒸散速度が直接求められる。一方、葉面における水蒸気の輸送モデルから、蒸散速度はつぎのように定式化することができた。

$$Tr = K_v(e_s^* - e_a) / (r_{av} + r_{pv}) \quad (5.13)$$

ここで、 $K_v$ : 水蒸気圧から水蒸気濃度への変換係数、 $e_s^*$ : 気孔内の飽和水蒸気圧、 $e_a$ : 大気の水蒸気圧、 $r_{av}$ : 水蒸気の境界層抵抗、 $r_{pv}$ : 水蒸気の気孔抵抗である。なお、葉面飽差 $(e_s^* - e_a)$ は乾球温度 $t_a$ 、湿球温度 $t_w$ 、葉温 $t_l$ から決まる。

ここで、葉身と同一の形状をもった仮想の自由水面を考え、以下「葉モデル水面」と呼ぶ。同一の気温、風速条件下における葉身と同一の温度を持つ葉モデル水面からの蒸発速度は、式(5.13)で $r_{pv}=0$ とおいて、

$$E_0 = K_v(e_s^* - e_a) / r_{av} \quad (9.1)$$

と定義される。ここで、 $E_0$ : 葉身と同一温度のモデル葉からの蒸発速度( $\text{mg m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ )。なお、水蒸気の境界層抵抗 $r_{av}$ は風速 $u$ と葉幅の代表値 $L$ によって、式(5.6)と(5.17)から決

められる。なお、実際には第5章で述べたように、蒸散速度に対する境界層抵抗の影響の仕方は複雑である。気孔のような微孔からの蒸発の場合、開口部の合計面積が同一ならば孔の径が小さいほど蒸発速度が大きいことが明らかにされている<sup>39)</sup>。そして、境界層抵抗の違いがその原因であるとされている<sup>10)</sup>。しかし、上記のような差を生み出すのも葉の特性の一つとみなせるため、ここではクチクラ抵抗の場合と同様に葉抵抗の一部とみなした。

式(9.1)によって、ある微気象条件下における作物葉身と同一の温度を持ち、同一の境界層抵抗をもつ葉モデル水面における蒸発量 $E_0$ を決めることができる。この値は各種センサによって測定可能な物理的気象データによって一意的に決まるので、ある環境条件における蒸散速度を同じ条件下での $E_0$ と比較することによって、任意の環境条件での蒸散程度を相対的に評価することが可能になる。両者の比は次式のようになる。

$$Tr/E_0 = r_{av}/(r_{av} + r_{ah}) \quad (9.2)$$

この式から明らかなように、この比は水蒸気の葉面境界層抵抗と気孔抵抗の比の関数であり、蒸散効率<sup>21)</sup>と呼ばれるものである。しかし、この比を任意の時点の任意の環境条件における蒸散速度の指数として用いるのは妥当ではない。それは、正味放射 $R_n$ と葉モデル水面の葉温を、実際の葉におけるそれらと同時に一致させることはできないからである。もし、正味エネルギー、気温、風速、葉温が同一であれば、次式のように顕熱も等しく、その結果、蒸発速度も必然的に等しくなる。

$$H = \rho C_p(t_1 - t_a)/r_{ah} = \rho C_p(t_{10} - t_a)/r_{ah} \quad (9.3)$$

ここで、 $t_1$ : 葉温(°C)、 $t_a$ : 気温(°C)、 $t_{10}$ : 葉モデル水面温度(°C)。いいかえれば、上記の比は、次式のように葉身のうける正味エネルギーが異なることを前提としていることになる。

$$2\lambda Tr = R_n - H = 2\lambda VPD_1/(r_{av} + r_{ah}) \quad (9.4)$$

$$2\lambda E_0 = R_n' - H = 2\lambda VPD_{10}/r_{av} \quad (9.5)$$

以上の論議から明らかなように、葉と全く同一の微気象条件下での葉モデル水面の温度 $t_{10}$ は、実際の葉温 $t_1$ よりも低いはずである。したがって、次式

$$t_1 \neq t_{10} \quad (9.6)$$

を前提として、次のように両者の比を決めるのが妥当である。

$$2\lambda Tr = R_n - H \quad H = \rho C_p(t_1 - t_a)/r_{ah} \quad (9.7)$$

$$2\lambda E_0 = R_n' - H' \quad H' = \rho C_p(t_{10} - t_a)/r_{ah} \quad (9.8)$$

となり、蒸散指数 $TI$ を次のように定義できる。

$$\begin{aligned} TI &= Tr/E_0 \\ &= (R_n - H)/(R_n - H') \\ &= \frac{R_n - \rho C_p(t_1 - t_a)/r_{ah}}{R_n - \rho C_p(t_{10} - t_a)/r_{ah}} \end{aligned} \quad (9.9)$$

ところで、エネルギー収支の式(5.3)～(5.9)と水蒸気の輸送過程の式(5.13)を組合わせることによって、葉身からの蒸散速度は次のように表わせる。

$$2\lambda Tr = \frac{\Delta R_n + \rho C_p VPD_a / r_{av}}{\Delta + \gamma(1 + r_{av}/r_{sv})} \quad (9.10)$$

ここで、 $\Delta$ ：温度－水蒸気圧曲線の勾配、 $\gamma = K_v^{-1}$ 。自由水表面である葉モデル水面における蒸発速度  $E_0$  は、この式で  $r_{sv}=0$  とおくことによって、次式のように表わせる。

$$2\lambda E_0 = \frac{\Delta R_n + \rho C_p VPD_a / r_{av}}{\Delta + \gamma} \quad (9.11)$$

となる。葉温と気温はマクロにみると相い伴って変化しており、両者の絶対値は常に比較的近い。そのため、温度－水蒸気圧曲線の勾配  $\Delta$  は気温  $t_a$  での  $\Delta$  の値を用いて近似させることができる。この式における他の変数  $r_{sv}$ 、 $R_n$ 、 $VPD_a$ 、 $t_a$  は実測値あるいはそれから求まる計算値として得られるので、結局、式(9.11)によって葉モデル水面からの蒸発速度  $E_0$  を決めることができる。なお、正味放射  $R_n$  も次のように葉温によって影響される。

$$R_n = a R_s - 2\sigma \{ \varepsilon_1 (t_1 + 273)^4 - \varepsilon_a (t_a + 273)^4 \} \quad (9.12)$$

したがって、全短波放射  $R_s$  の測定だけでは若干誤差の可能性があるが、正味放射計の測定値を用いた補正によって、より正確に正味放射エネルギー  $R_n$  を推定できるものと考えられる。

つぎに、自由水表面である葉モデル水面の温度について考察する。葉－気温差も水蒸気の輸送過程の式とエネルギー収支の式を組合わせることによって、次のように表わせる。

$$t_1 - t_a = \frac{r_{sv} R_n}{\rho C_p} \cdot \frac{\gamma(1 + r_{sv}/r_{sv})}{\Delta + \gamma(1 + r_{sv}/r_{sv})} - \frac{VPD_a}{\Delta + \gamma(1 + r_{sv}/r_{sv})} \quad (9.13)$$

ここで、 $\Delta$ ：温度－水蒸気圧曲線の勾配、 $\gamma = K_v^{-1}$ 。自由水面である葉モデル水面温－気温差は、この式で  $r_{sv}=0$  とすることによって、

$$t_{10} - t_a = \frac{r_{sv} R_n}{\rho C_p} \cdot \frac{\gamma}{\Delta + \gamma} - \frac{VPD_a}{\Delta + \gamma} \quad (9.14)$$

となる。葉温と気温の絶対値は比較的近いので、式(9.13)と同様、温度－水蒸気圧曲線の勾配  $\Delta$  は気温  $t_a$  での  $\Delta$  の値を用いて近似させることができる。同じく、他の変数  $r_{sv}$ 、 $R_n$ 、 $VPD_a$ 、 $t_a$  は実測値あるいはそれから求まる計算値として得られるので、葉モデル水面の温度  $t_{10}$  を決定することができる。そして、この葉モデル水面の温度  $t_{10}$  はある微気象条件下における可能な最低の葉温を意味している。

以上のように、蒸散速度  $Tr$  を気孔抵抗  $r_{sv}=0$  の葉モデル水面からの蒸発速度を基準として指数化した  $TI$  ( $0 \sim 1$ ) を用いて評価することによって、作物間、品種間、条件間の絶

対的比較が可能となる。したがって、生理的活性の診断のほか、品種選抜のスクリーニング、施肥効果などの早期検出、収量予測などにも利用できる可能性がある。また、葉温は微気象ならびに蒸散速度の変化に対する感度が極めて高いため、同一の安定した微気象条件下では、葉温のみを比較することによって品種のスクリーニングなどに応用できる可能性が高い。

#### b. 水利用効率の評価に関する考察

蒸散速度は気孔抵抗だけでなく大気飽差に大きく支配されている。一方、外気の $\text{CO}_2$ 濃度の変動は小さいため、葉肉抵抗や生化学的抵抗が光合成速度の制限要因になっていない状態では、光合成速度は気孔抵抗（葉抵抗）によって強く支配されている。したがって、第7章で検討したように、光合成速度からみた活性は蒸散速度を飽差で除した値に比例する。すなわち、式(7.5)から短期間の生理的なレベルにおける水利用効率は光合成速度と蒸散速度の比として次のように表わせる。

$$P_n / Tr = k [C_a - C_i] / VPD_i \quad (9.15)$$

ここで、 $P_n$ ：光合成速度、 $Tr$ ：蒸散速度、 $k$ ：定数、 $C_a$ と $C_i$ ：それぞれ気孔内外の $\text{CO}_2$ 濃度、 $VPD_i$ ：葉面飽差である。この式の右辺において、ある特定の作物あるいは特定の品種については、 $A = k [C_a - C_i]$ の一定性が高いことは第7章で明らかにされた。したがって、 $A$ が仮に一定であれば、水利用効率は葉面飽差 $VPD_i$ に逆比例することになる。すなわち、飽差が小さくなるほど水利用効率は良い。ただし、これは気孔抵抗が飽差に影響をうけないことを前提としている。これについては、そのメカニズムに関する明確な定説がなく、反応の時定数の問題とともに今後さらに検討されるべき点である。

式(9.15)によって、水利用効率を比較する場合には、係数 $A$ とその時点の葉面飽差の2要因を基準に水利用効率が評価される。すなわち、係数 $A$ が大きい作物あるいは品種ほど効率が高く、 $A$ の値を比較することによって作物間、品種間の水利用効率を評価できる。一方、大気飽差が小さい環境ほど効率は高まるが、同一の大気飽差条件下でも葉面飽差 $VPD_i$ が同一とは限らず、葉面飽差もまた、作物特性の一部とみなせる。すなわち、同一環境条件下では葉面飽差を小さく維持できる作物品種の方が水利用効率がよいことになる。このことは、同一の環境条件下では葉温が低い作物品種の方が水利用効率が高いことを意味している。実際、十分灌水されたときには葉温の低い品種の方が収量が高かったという報告がある<sup>17)1)</sup>。

以上のことから、葉面におけるガスと水蒸気の交換過程からみた水利用効率は、係数 $A$ すなわち $[C_a - C_i]$ と、同一微気象条件下における葉温という二つのパラメータで評価できるものと推察される。今後、係数 $A$ が作物間、品種間、生育ステージなどによってどう変化するか、また、広義のハードニング処理など発育履歴がこれにどう関与するかなどの重要な検討課題が残されている。

## 9.2 作物-環境系の動態の把握と作物生体情報のリアルタイム・リモートモニタリング手法の展望

本研究では、野外条件下における作物の生理生態的狀態を遠隔的にモニタリングする手法について基礎的検討を行ってきた。そして、このような手法によってリアルタイムで得られる定量的な情報を、作物の診断と生育調節あるいは収量予測にむすびつけることが肝要である。本節では、作物生体から情報をとりだす方法とその応用という観点から、以下に問題点の整理と展開方向について若干の考察を行う。

一般に機械システムは生体システムに比べてその構造が単純で、かつ細分化したものを再構築することが容易である。しかも、機械システムには生体に特有なホメオスタシス（恒常性：Homeostasis）や形態的变化などの特性がなく、個別のプロセスの操作性が高いため、システム制御の考え方がきわめて適用しやすい。たとえば、エンジンの速度制御、ボイラの圧力制御から宇宙船の運動の制御まで、多種多様の場面で、高精度で信頼性の高い自動制御が行われている。そして、その制御量がなんであれ、最適制御を行うための操作量の決定には、情報の検出とフィードバックが重要な役割を果たしている。情報の検出とはすなわちセンシングを意味し、あらゆる分野における制御・調節過程の基礎となっている。近年、とくに工業技術分野ではセンサ技術の進歩が著しく、センサデバイスだけでなくセンサのインテリジェント化あるいは知能化も進行しつつある。

一方、作物はホメオスタシス、自己調節性をもつ“やわらかい”存在であり、資源生産型の生体システムのひとつである。しかも、野外においては、作物生体を取り囲む環境条件もダイナミックに変動する。したがって、作物の生育過程を制御・調節することは、機械システムのように単純ではなく、野外における長期間の栽培管理には本来、機械システムの制御にもまして多くのリアルタイム情報が必要であると思われる。篤農は作物を眺めることによって、多くの有用な情報を入手することができた。いいかえれば、これは作物のスペクトル情報（可視光に限られる）から、経験と勘という知識システムに照らして作物の生理的变化を解釈し、診断に結びつけるという過程であろう。このような過程を、定量的に精度よく行うだけでなく、五感では感知できない情報をも利用するために、作物学分野においても種々のセンシング技術を駆使していくことが考えられる。そして、さらには独自の必要性に基づいたセンサの開発や知能化も必要になろう。

センシング技術のなかでも、とくに本論文で検討したようなリアルタイムの非破壊非接触的モニタリング技術について、以下にその特徴と問題点を整理した。

① 測定対象である作物に触れないので、計測による攪乱を与えることなく情報を獲得できる；一般的な調査手法では作物を採取したり、測定の影響が大きい、② 採取を行わないので、同一の対象について経時的に測定できる、③ 面的広がりのある対象について、瞬間的



に平均値が得られる、④ サンプルング等を伴わないので省力的である、⑤ スペクトルデータは多次元的な情報を含んでおり、さらに微気象データを組合わせることによって、通常の方法では測定が容易でないGLAIや蒸散速度、気孔抵抗、光合成速度などの生理生態的狀態値を推定できる、などの点である。なお、現在は研究段階にあるため、装置が特殊で高価であるが、必要波長等が決まり簡易な専用センサとしてのモデルが明確化されれば、入手も容易になると期待される。

一方、このような作物のセンシングおよびモニタリング手法は、さらに、次のような場面に展開できる可能性を持っている。

1) 航空機や人工衛星によって得られるデータとの連結；すなわち、データの広域性に重点を置いたもので、地域的規模のモニタリングといえる。これは診断よりもむしろ収量予測や災害などの影響評価の場面でもおもに能力を発揮する。しかし、面積解像度がまず問題になる。たとえば、現状では、人工衛星Landsat-IVに搭載されているTMセンサの1画素は1辺30mであり、SPOTでは1辺10mである。日本のように圃場面積の規模が小さいところでは、面積解像度がとくに問題となる。しかし、航空機の場合にはこの問題は小さく、人工衛星の場合にも面積解像度は将来おおいに向上する可能性がある。つぎに、時間分解能すなわち観測周期が長いという問題点がある。たとえば、Landsat-IVでは同一地点が観測されるのは16日に1回である。しかも、観測は天候に大きく左右されるため、良好なデータが連続して得られることはきわめてまれである。しかし、今後の研究によって天候の影響を除去できる可能性も期待されている。もうひとつの問題点は、推定精度である。従来の解析はブラックボックスを設けたまま、相関係数に頼っていた傾向が強く、それが精度向上を妨げる要因のひとつであったと考えられる。この点については、地上での基礎的な解析をさらに積み上げ、上空でのデータに体系的に結びつけることが重要である。たとえば、アメリカにおける共同プロジェクト'FIFE'<sup>128)</sup>や、筆者も参加した'BIG MAC'<sup>116)</sup>では、専攻分野の異なる研究者が地上、航空機、人工衛星を連携した大規模な基礎実験を行っており、今後このようなアプローチもますます重要になると考えられる。

2) 作物のシミュレーションモデルとの連結；多くの作物モデルは、生理生態学的実験データに基づいて作物の生長や発育をモデル化したもので、気象データなどを入力して生育や収量を予測する機能を持っている。したがって、実時間的なデータ計測を伴わなくてもなんらかの予測が可能であり、未来予測などのアセスメントにおいて特にその能力を発揮する。しかし、現在のもっとも高度な作物モデルにおいても、発育ステージによる分配率の変化、葉面生長など形態形成の問題などのほか、土壌肥沃度、土壌水分などの要因を取込むこともまだ今後の課題とされている<sup>37,107)</sup>。さらに病虫害や雑草などの影響を組み込むことも将来の研究に待たねばならない。そこで、少なくとも収量予測などの場面では作物モデルにリアルタイムの状態

値をフィードバックさせることによって、さらに作物モデルの機能を高めることができる可能性がある。すなわち、モデルにモニタリング情報の取込み口を設けておき、リアルタイムデータとシミュレーションによって算出された値を比較照合することによって、自動的にパラメータを修正していくなどといったことが考えられる。一方、非破壊非接触のモニタリングの側にも、群落を対象とする場合には直接的に把握できるのは群落表層の状態値のみであるという弱点がある。群落表層に分布する葉群が生産上に主要な役割を持っていることからすれば、この状態値だけでも有用な情報になり得よう。しかし、群落内の幾何学的構造や光・ガス・温度の空間的分布など直接的に測れない要因を考慮に入れるためには、センシングデータを作物モデルと連結する方法がきわめて有効であると考えられる。この研究分野は、今後の重要な展開方向のひとつである。

3) インテリジェント化または知能化；本研究は、作物生育を地上で常時自動的にモニタリングできる装置システムをイメージしながら行われた。このようなモニタリング情報を処方にまで結びつけることは、たとえば葉色診断のようにこれまでに基準が比較的明確にされている場合には容易である。しかし、一般的には、得られた生理生態的モニタリング情報をいかに技術的処方に結びつけていくかが今後の大きな課題である。すなわち、モニタリング情報に基づいて適確な判断を行なうための推論機構に関する研究分野である。現在、情報処理・人工知能に関する研究が急ピッチで進行中であり、関連分野の成果をも的確に応用することが期待される(4, 135)。

人間は高度で精妙なセンシングシステム＝“五感”をもっており、ロボットは本来人間を模倣してつくられたものである。ロボットの量的作業性は人間を凌駕するものであったが、近年では人間の五感以上の多次元情報をも検出できるようになりつつある。そして、現在ではさらにその両者を結びつける知能化ロボットの研究が進みつつある。作物の栽培管理・生育調節の場面においてもこの事例と同様に、将来的には、モニタリング情報を一定の知識に基づいて判断する知能系に結びつけることが考えられる。ただし、現段階では必ずしも推論機構をもった人工知能を想起する必要はなく、シミュレーションモデルや簡単な対話型プログラムと組み合わせることで対応できる。いずれにしても、作物のモニタリング情報と収量形質との関連、ならびに栽培管理技術によるその調節・制御手法に関する知見の集積とその構造化がもっとも重要であることはいうまでもない。

作物生体情報のセンシングおよびモニタリング手法を、より幅広く高度なものにしてゆくためには、今後、微気象生理的および計測技術的な基礎知見をさらに蓄積してゆくことが必要である。

以上の考察から明らかなように、本研究で検討したような手法は作物の生体情報を把握する

ための手段として、たとえば農家の栽培管理、農業技術指導者の生育状況把握、国策担当者の作況予察等々のさまざまな場面で有用な情報源になるものと思われる。また、育種現場におけるスクリーニング選抜などのような分野への応用も考えられる。一方、このような現場応用の場面だけでなく、植物の生理機能あるいは生態的状态の計測手法として、基礎的解析にも利用できる可能性がある。

農業は本来“やわらかい存在”である生物（一環境系）のダイナミックな生長と発育を中心に据えた資源生産型の産業である。そして、作物生体情報のモニタリング研究は、それをさらに知識集約型産業として展開するためのソフトウェアとしての機能を展望するものであり、本研究はそれに向けてのアプローチの第1歩である。

## 要 約

本研究は、作物の生理生態的情報をリアルタイムかつ遠隔的に把握するためのモニタリング手法の開発を目的として行われたものである。そのために、野外条件下における作物一環境系の動態に関する測定手法の検討、環境生理学的実験ならびに理論的検討が行われた。

具体的には、作物からの電磁波情報と微気象データの多次元計測および環境生理生態学的な解析を行い、その結果に基づきつつ、蒸散速度、気孔抵抗、光合成速度、葉身クロロフィル濃度などを遠隔的にモニタするためのモデル化について検討した。

本研究における研究方法論および結果と論議は、本論文の第1章から第9章に述べられており、それは以下のように要約される。

第1章では、本研究の目的と意義、ならびに農業技術的および学術的背景を述べた。

第2章では、本研究において作成した計測システム、あるいは共通的に用いた各種センサ、および計測機器の構造と原理を示すとともに、実際的な問題点を明らかにした。

1) 作物からの電磁波的生体情報を遠隔的に計測・解析するために用いた、以下の様な各装置・システムについて原理、構成と機能、問題点などについて、実際の・理論的検討を行った；赤外線放射温度センサ、サーモグラフィ装置および解析システム、スペクトラルフォトメータ、ドラムスキャナシステム、パーソナルコンピュータ画像解析システム。

2) 圃場における作物一環境系から、生体情報をふくむ多変量データを獲得するための多次元センシングシステムを作成した。本システムでは、葉群温度（個葉温度）および分光反射特性と、気温、飽差、光合成有効光量子密度（PPFD）、日射量、風速などの微気象データを野外条件下で同時・自動計測することが可能であり、その構成と機能が詳述された。

3) 圃場における作物の生理状態、環境条件等を実測するために用いたつぎのような諸手

法について原理や構造を検討し、実際の測定にあたっての誤差の出方や問題点を明らかにした；蒸散速度・気孔抵抗の測定のための定常ボロメータ，光合成速度の測定に用いた開放系・閉鎖系2種類の携帯型光合成蒸散測定装置，深度別土壌含水率の測定に用いた中性子水分計，葉身クロロフィル濃度の直接測定に用いた葉緑素計。

第3章では，2次元の熱画像データが得られるサーモグラフィ装置を用いて，野外における作物群落の葉温分布を解析した。また，葉と葉群の放射率および環境放射についての実験的・理論的検討を行った。さらに，不完全な植被を持つ圃場における作物温度および圃場の表面温度の実態を調べた結果，以下のことが明らかになった。

1) 葉面放射率は，コムギで 0.96以上，トウモロコシで 0.93から 0.96 以上，ダイズで 0.95，ヒマワリで 0.92であった。一般に多くの植物において， $10\mu\text{m}$ 付近の波長における個葉の放射率は 0.95～0.98 程度であり，この結果と環境放射の影響ならびに測定誤差論から，群落表面の放射率はほぼ 1に近い値をもつと結論した。

2) 葉群温度の空間的な変異幅は気温や葉群温度の日変化などに較べて小さく，各作物とも葉群温度の面的分布は，標準偏差 0.2～0.8℃，範囲 1～3℃のガウス分布に従うことがわかった。群落表面に構造的なムラがある場合にも，視野角の鋭い放射温度センサによって視野を比較的均一な部位からスポット的にとれば，視野内の温度は均一とみなしてよいと推定された。出穂後の群落では，穂の温度が特異的に高く，きれいなガウス分布からはずれた分布を示した。群落を観測するときの俯角が大きいほど温度分布の範囲は広がる傾向があったが，俯角を 10～20°程度にとり，視野の中に地面が入らないようにすれば，葉群温度の平均値および分布は視野のとりかたに大きく影響されないことがわかった。

3) 不完全な植被を持つ圃場の表面温度の分布を解析した結果，作物温度は変異幅のせまいピークを示した。作物温度と混合温度（圃場表面の平均温度）の差は最も差の大きい日中には約 22℃にもなり，さらに日射を受けた土壌と作物温度の差は日中には 33℃に達するが，この間，作物温度は一貫して気温よりも 3.9～6.5℃ 低く推移していることが観測された。鉛直方向から圃場を観測する場合，圃場温度を構成する成分として作物，日射を受けた土壌，日陰の土壌の3成分に分けることによって，混合温度，土壌温度および面積比率から作物温度を推定できるモデルを示した。

第4章では，作物群落から遠隔的に得られる葉群温度の特性を実験的に検討し，熱電対による測定値と比較検討した。また，葉群温度と，同時計測された気温，大気飽差，PPFDとの相互関係について定量的な検討が行われた。さらに，群落の放射温度値に対する測定方位の影響を検討した。その結果以下の点が明らかにされた。

1) 群落が均一な場合には，視野の取り方による葉群温度の変異係数は 1%内外と小さく，発達した均一な群落では視野設定による誤差は小さいと考えられた。熱電対によって測定した

群落表層の葉群温度と、放射温度センサによって同時に測定したそれとの間には極めて高い相関関係があり、絶対値の差も小さかったため、放射温度センサによって葉群温度を推定することが可能であると考えられた。なお、葉の表裏面の温度差は、曇天時で  $0\sim0.3^{\circ}\text{C}$ 、直射光が当たっている状態で  $0.1\sim1.2^{\circ}\text{C}$  と、常に裏面よりも表面の方が高い値になった。気温以外の要因が比較的安定的に変化した場合、葉群温度と気温は相似した変動パターンを示し同一時刻における両者の相関係数は  $0.989^{**}$  と高かった。また、日射が急激に変化した時には葉温もただちに追従して変化した。これらのことから、葉群温度の雰囲気気温や日射に対する変化の時定数は極めて短い（数秒）と推定された。

2) 気温、PPFD、および大気飽差が葉群温度に及ぼす影響について回帰分析を行なった結果、広範囲の環境条件において、葉群温度は気温およびPPFDに対しては強い正の相関関係を持ち、大気飽差に対しては強い負の関係をもっていることが明らかになった。

3) 放射温度センサによる葉群温度は、測定時刻の太陽方位および観測方位に依存して約  $\pm 0.5^{\circ}\text{C}$  程度変動することがわかった。太陽の方位に関係なく群落表層葉群の真値に近い値を推定するためには、4方向あるいは向合う2方向からの測定値の平均値を利用するのが最も確からしいが、1方向からの観測値を用いる場合には太陽方位と直角方位から測定した値が群落表面温度の平均値に最も近いと推定された。ただし、日射を受けた葉群温度の推定値としては太陽方向からの測定値が最適と結論された。

第5章では、野外における作物葉温（葉群温度）および微気象要因の多次元センシングデータと、蒸散速度・気孔抵抗の関係を実験的に解析した。さらに、熱収支など物理学的諸法則を組合せたモデルによって、蒸散速度および気孔抵抗をリアルタイムで遠隔的にモニタする手法を展開した。その結果、以下の様な結論を得た。

1) トウモロコシにおける蒸散速度と、葉群温度、大気飽差、PPFDとの間にはそれぞれ明確な正の相関が認められたが、他の条件による変動も大きく、有意でない場合もあった。気孔抵抗は葉群温度、PPFDに対して強いマイナスの相関があったが、飽差との相関は低かった。すなわち、飽差は蒸散速度には強く影響するが、気孔抵抗に対する直接的影響は比較的小さいことがわかった。そして、気孔抵抗に対しては葉群温度よりもPPFDがつねに強くマイナスに作用することが明らかにされた。蒸散速度と気孔抵抗を推定する回帰分析の結果、蒸散速度は葉群温度、大気飽差、PPFDを説明変数とする重回帰係数  $0.84^{**}$  の重回帰式で表わされ、気孔抵抗は葉群温度、PPFDを説明変数とする重回帰係数  $0.73^{**}$  の重回帰式で表わされた。これによって、各要因間の定性的な相互関係は確認されたが、相関係数はいずれの場合にも  $0.6\sim0.8$  程度で、重回帰としては低く、そのままモニタリングに使うには困難があると考えられた。

2) 葉面における熱収支と熱輸送過程に基づいて、蒸散速度を遠隔的にモニタするモデル

を示した。さらに、このモデルに葉面における水蒸気の輸送過程を組合せることによって、気孔抵抗をもあわせて推定するモデルを提示した。葉温、日射量、気温などのセンシングデータをこのモデルに入力して得られた蒸散速度の推定値を、定常ポロメータによって測定した蒸散速度と比較した結果、両者の間には高い相関係数（トウモロコシで 0.95<sup>\*\*</sup>、ワタで 0.77<sup>\*\*</sup>）をもつ直線回帰が得られた。ワタについて得られたセンシングデータを同様のモデルに入力して気孔抵抗を試算した結果、定常ポロメータによって実測した気孔抵抗の値と 1 : 1 直線に沿う良好な推定値が得られた（ $r = 0.88^{**}$ ）。なお、このモデルは作物に固有なパラメータを用いていないため、他の作物にも適用可能であると考えられる。ポロメータによる実測値側の問題点も含め、今後さらに詳細な検討が必要であるが、本研究で開発された手法によって蒸散速度ならびに気孔抵抗をリモートかつリアルタイムでモニタできる可能性が示された。

第6章では、作物に対する乾燥ストレス、すなわち土壌水分の低下と大気飽差の増大が作物の生理機能に及ぼす影響を、遠隔的な手法で評価するための基礎的検討が行われた。すなわち、コムギ群落を対象として、土壌・微気象情報と作物生体情報を同時計測し、蒸散速度と気孔抵抗に着目して乾燥ストレスの影響を解析した結果、以下のことが明らかになった。

1) 中性土壌水分計によって土壌深度別（0~170cm, 8 層）に測定された体積含水率から ESWF（可利用土壌水分率）を算出し、土壌水分状態の指標とした。この指標によって、異なる灌漑処理における土壌水分の深度別分布ならびに時期的推移が的確に評価できた。

2) 蒸散速度と ESWF との間には、土壌乾燥処理をした場合に高い相関があり、低 ESWF 側でとくに高い正の相関関係のあることが明らかになった。一方、十分灌漑された条件では両者の間にまったく関係がみられなかった。逆に蒸散速度と大気飽差の間には、土壌乾燥条件下では一定の関係がないのに対して、灌漑条件下では比較的高い正の相関関係が認められた。これらのことから、ESWF が約 40 % 以上のときには土壌水分は蒸散速度に対する制限要因にはならず、飽差がそれを律速しており、ESWF が約 40 % 以下のときには土壌水分が蒸散速度を律速していると結論された。

3) 気孔抵抗は ESWF が約 40 % まではほとんどその低下に影響されずかつ非常に小さいが、それ以下になると ESWF の低下にともなって反比例的に増加し、約 5 % では極度に大きくなった。この関係は極めて密接で、異なる土壌乾燥条件の結果も含めすべてほぼ同一の回帰曲線上に乗っているため、土壌乾燥ストレスのモニタリングの基礎としてこの関係を利用できる可能性があると考えられた。また、作物生理反応からみて ESWF 40% 付近が灌漑管理における一つの臨界点であることが明らかになった。さらに、灌漑直後の数日間においては、ESWF が高くなったにもかかわらず、気孔抵抗は灌漑前と同様の大きい値を維持していることが明らかになり、これは急激な土壌水分の変化に対する作物側の体内生理反応の時間遅れ効果によるものと推定された。

4) 放射温度センサによって測定されたコムギの葉温-気温差は ESWF の低下とともに増大し、特に低 ESWF 側でそれが明瞭に認められた。この反応は、ESWF が灌漑によって急激に増加した場合には気孔抵抗同様 3～5 日程度遅れて反応することがわかった。

5) 蒸散速度よりも蒸散速度/飽差の比の方が、ESWF に対してより密接な関係を持っていた。また、灌漑条件下における蒸散速度と ESWF を基準にして、乾燥条件下の蒸散速度および ESWF をそれぞれ無次元化した値の間には、密接な正の直線関係があった。さらに、ESWF は気孔抵抗の逆数と飽差の 2 要因の重回帰式によってもよく推定することができた。以上のことから、遠隔的に得られる情報に基づいて土壤乾燥ストレスの影響を定量的に評価できる可能性が示された。

第 7 章では、光合成速度と蒸散速度および飽差とを関係づける数式モデルが導かれ、野外条件下で同時計測した光合成速度、蒸散速度および飽差の測定データに基づいてその妥当性が明らかにされた。また、葉身クロロフィル濃度と同時測定した光合成速度の関係が検討された。

1) まず、光合成速度と蒸散速度とを関係づけるために、気孔と葉面境界層における水蒸気とガス交換過程のモデルを展開し、光合成速度は気孔内外の  $\text{CO}_2$  濃度差と蒸散速度/飽差の積に比例することを示した。

2) 次に、野外条件下において実測したトウモロコシおよびダイズの光合成速度、蒸散速度および飽差についての相互関係を解析した結果、光合成速度と蒸散速度/飽差との間には原点を通る密接な直線関係があることがわかった。しかも、この関係は、環境条件だけでなく体内水分状態や葉身クロロフィル濃度を含む、極めて広い範囲において成立することが明らかになった。両者の回帰直線の傾きは トウモロコシ (24.1) とダイズ (7.7) で大きく異なり、これは二つの作物の水分消費に対する光合成能率の差を反映しているものと考えられた。光合成速度と蒸散速度/飽差の関係から気孔内外の  $\text{CO}_2$  濃度差を試算した結果、トウモロコシについては 159 ppm、ダイズについては 51 ppm という値を得た。

3) 大気  $\text{CO}_2$  濃度を 2 段階 (350 ppm と 650 ppm) に変えたワタについても同様の解析を行った結果、光合成速度と蒸散速度/飽差の間には、350 ppm と 650 ppm のそれぞれの処理において明瞭な直線関係が認められ、一定の外気  $\text{CO}_2$  濃度下では気孔内外の  $\text{CO}_2$  濃度差  $[C_a - C_i]$  が見かけ上一定であることが明らかにされた。二つの回帰直線はほぼ原点を通り、直線の傾きがそれぞれ 650 ppm で 7.31、350 ppm では 4.50 となり、その比 1.62 が外気  $\text{CO}_2$  濃度の比 1.86 に比較的近いことから、気孔内  $\text{CO}_2$  濃度は外気  $\text{CO}_2$  濃度条件によらず約 134 ppm であると試算された。

4) 以上のように、光合成速度と蒸散速度/飽差との間には広い条件範囲にわたって、きわめて密接な関係があることが明らかになった。このことは、光合成速度を蒸散速度や気孔抵抗 (第 5 章) と同時に遠隔的にリアルタイムで推定できる可能性を示すものである。

5) 光合成速度に対する葉身クロロフィル濃度の影響を定量的に評価するため、葉身クロロフィル濃度、PPFD、飽差の3要因を説明変数として、光合成速度を推定する相関分析を行った結果、土壌乾燥ストレスがかかっていない場合には、クロロフィル濃度が野外条件下における光合成速度にPPFDと同程度の大きな影響をもっていることが確認された。一方、土壌乾燥ストレスが強い場合には、クロロフィル濃度およびPPFDと光合成速度との相関関係は弱まり、逆に飽差との関係が相対的に強まる傾向があった。

第8章では、群落における作物のクロロフィル濃度を遠隔的にモニタするための基礎として、群落表層葉身群の分光反射率ならびにクロロフィル濃度の面的分布を検討した。また、分光反射特性に基づいた葉身クロロフィル濃度推定モデルの作成を試み、その問題点について論じた。さらに、分光反射特性と緑葉面積指数、および登熟程度の関係についての基礎的検討を行い、以下の点が明らかになった。

1) オオムギおよびトウモロコシの自然色のカラー写真を用いて、赤緑青(RGB)各波長域における光学的濃度の頻度分布を解析した結果、群落表層葉群の分光反射率は、視野の取り方によっては2山型の分布となることがわかった。そして、特に葉影の有無が光学的濃度に強く影響し、さらに一枚の葉の中でも角度の違いによっても濃度は微妙に変化することが明らかにされた。影の少ない視野を選ぶことによって、葉群の光学的濃度の平均値をより正確に推定できるが、群落表層面を巨大な一枚の葉とみなすには、なお葉影が本質的な誤差要因になると考えられた。

2) 反射率の変動係数からみて、葉身のクロロフィル濃度に対する波長別の感度は550nm付近で最も高く、逆に750~1050nmで最も低かったため、850 nmの反射率 $\rho_{850}$ を基準にした分光反射率比 $\rho_{850}/\rho_x$ と葉身群のクロロフィル濃度の関係を検討した。その結果、550nm付近および700 nmに比較的高い相関があった。しかし、相関係数はトウモロコシで0.67<sup>\*\*</sup>、ダイズで0.83<sup>\*\*</sup>と、統計的には有意であるが個葉について報告されている値に比べて低かった。その原因として、葉影など面的な不均一性と天候条件、群落内の幾何学的立体構造とバイオマスの影響が大きいと考えられた。 $\rho_{850}/\rho_{650}$ と葉身クロロフィル濃度の間の回帰係数はダイズとトウモロコシで大きく異なり、それには両作物葉のSLA(比葉面積)の違いが強く関係していた。今後、推定精度の向上には、葉の厚みや形態的な構造を考慮したパラメタ化、分光反射率に対するバイオマス・LAI(葉面積指数)と個葉色濃度の影響を分離すること、およびモデルによって天候など計測条件の影響を消去することが必要である。

3) 中赤外バンド(1650 nm)と赤バンド(660 nm)における分光反射率の比、および青バンド(490 nm)と赤バンド(660 nm)における比は、コムギの緑葉面積指数GLAIに対して、従来よく算出されてきたふたつの指標；近赤外(NIR:830 nm)と赤(RED:660 nm)の比すなわちNIR/RED およびND=(NIR-RED)/(NIR+RED)よりも高い相関関係



を示した。相関係数は  $0.93^{**} \sim 0.96^{**}$  で、少なくとも相対的な変化を追跡する目的にはこの関係を利用できる可能性が高いことが明らかとなった。

4) コムギ登熟期の体内水分含有率と、3種類の分光反射率比  $\rho_{560}/R_{660}$ ,  $\rho_{830}/\rho_{490}$ , および  $\rho_{830}/\rho_{560}$  との間に比較的高い相関があり、特に  $\rho_{560}/\rho_{660}$  との間には6品種込みで  $0.94^{**}$  と高い相関関係のあることが明らかにされた。

第9章では、作物の環境生理的生産活性の評価指標についての理論的検討を行うとともに、作物生体情報のリアルタイム・リモートモニタリング手法に関連した研究分野の展開方向について述べた。その概要は以下のようである。

1) 葉と同一の微気象条件下における自由水面からの蒸発速度を比較基準として、葉からの蒸散速度を指数化した蒸散指数  $TI$  を提示した。これによって、作物間、品種間、条件間の蒸散速度の違いを絶対比較できることが示された。また、葉温は微気象や蒸散速度の変化に対する感度が高く、安定した微気象条件下では品種のスクリーニングなどに利用する可能性が示された。

2) 作物の水利用効率は生理的には光合成速度と蒸散速度の比として表わされ、これは気孔内外の  $CO_2$  濃度差  $[C_a - C_i]$  と葉面飽差に支配されているが、個々の作物については  $[C_a - C_i]$  の一定性が高いことが明らかにされているため(第7章)、水利用効率は葉面飽差に逆比例することが示された。このことから、同一環境条件下では葉面飽差を小さく維持できる作物品種の方が水利用効率がよく、それは遠隔測定される葉温によって検出することが可能である。

3) 本論文で検討したようなリアルタイムの非破壊非接触のモニタリング技術について、その特徴と今後の展開方向をつぎのように整理した。

特徴; ① 測定対象である作物に触れないので、計測による攪乱を与えることなく情報を獲得できる, ② 採取を行わないので、同一の対象を経時的に測定できる, ③ 面的広がりのある対象について、瞬間的に平均値が得られる, ④ サンプリング等を伴わないので省力的である, ⑤ スペクトルデータは多次元的な情報を含んでおり、さらに微気象を組合わせることによって、通常の方法では測定の容易でない  $LAI$  や蒸散速度、気孔抵抗、光合成速度などの生理生態的情報を評価できる、などの点である。

今後の展開方向と可能性; ① 生体情報のセンシング・モニタリング技術に関する基礎知見の蓄積および高度化, ② 航空機や人工衛星によって得られるデータとの連結, ③ 作物のシミュレーションモデルとの連結, ④ インテリジェント化または知能化、などである。

以上、本研究で検討したような手法は作物の生体情報を把握するための手段として、たとえば農家の栽培管理、農業技術指導者の生育状況把握、国策担当者の作況予察等々のさまざまな

場面で有用な情報源になるものと期待される。また、育種現場におけるスクリーニング選抜などのような分野への応用も考えられる。一方、このような現場応用の場面だけでなく、植物の生理機能あるいは生態的状態の計測手法として基礎的解析にも応用できる可能性を持つものである。

## 謝 辞

本論文を纏めるにあたり、京都大学農学部の高見 武教授から懇篤なる御指導と御校閲を賜った。また、本研究を遂行するにあたって、同教授から考え方や実験上の諸点についての貴重な助言とあたたかい激励を頂いた。衷心より感謝の意を捧げる。

また、本研究を進めるにあたって、御教示を仰ぎ、有益な助言と激励を頂いた棟方 研博士（現 東北農業試験場研究部長）、岩切 敏博士（農業研究センター研究室長）、ならびに高見晋一博士（現 北陸農業試験場研究室長）にここから感謝の意を表する。

さらに、筆者が米国留学中（1986～1987年）に関連分野での御指導を頂き、有益な討議と共同研究を行うことのできたアメリカ合衆国 USDA-U.S. Water Conservation Laboratoryの Dr. Ray D. Jackson, 同研究グループの Dr. Robert J. Reginato, Dr. Paul J. Pinter, Jr., Dr. Sherwood B. Idso, Dr. Susan M. Moran ならびに Dr. Bruce A. Kimball の各位に心から感謝する。本研究は筆者が農林水産省農業研究センターに所属中の1985～1988年に行われたものであり、この間所属研究室の室長であった田辺 忍博士、石井忠雄博士両室長の筆者の研究活動に対する御理解に感謝する。

筆者が作物学研究を始めて以来、栗原 浩先生（現 京都大学名誉教授）、渡部忠世先生（現 京都大学名誉教授）、ならびに森脇 勉先生（現 山口大学教授）から終始あたたかい激励と御教示を賜った。ここに記して、三先生に深く感謝申上げる。

## 引用文献

1. Ahlrichs, J.S. and M.E. Bauer 1983. Relation of agronomic and multispectral reflectance characteristics of spring wheat. *Agron. J.* 75:987-993.
2. Akiyama, T. 1985. Remote sensing techniques for grassland management and assessment of agricultural development. *Tropical Agric. Research Series* 18:241-255.
3. Aston M.J. 1978. Variation of stomatal diffusive resistance with ambient humidity in sunflower. *Aust. J. Plant Physiol.* 3:489-501.
4. Barr, A. and E.A. Feigenbaum 1982. The handbook of artificial intelligence. vol. I-III. William Kaufman, Los Altos, California.
5. Bingham, G.E. and P.I. Coyne 1975. A portable, temperature-controlled, steady-state porometer for field measurements of transpiration and photosynthesis. *Photosynthetica* 11:148-160.
6. Blad, B.L. and N.J. Rosenberg 1976. Measurement of crop temperature by leaf thermocouple, infrared thermometry and remotely sensed thermal imagery. *Agron. J.* 68:635-641.
7. Bowen, I.S. 1926. The ratio of heat losses by conduction and by evaporation from any water surface. *Phys. Rev.* 27:779-787.
8. Bradford, K.J. and S.F. Young 1981. Physiological responses of plants to waterlogging. *HortScience* 16:25-30.
9. Brutsaert, W.H. 1975. On a derivable formula for long-wave radiation from clear skies. *Water Resour. Res.* 11:742-744.
10. Choudhury, B.J. and S.B. Idso 1984. Simulating sunflower canopy temperature to infer root-zone soil water potential. *Agric. Forest Meteorol.* 31:69-78.
11. Colwell, J.E. 1974. Vegetation canopy reflectance. *Remote Sens. Environ.* 3:175-183.
12. Cure, J.D. 1985. Carbon dioxide doubling responses. In: Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation (eds. B.R. Strain and J.D. Cure), U.S. Department of Energy, Washington DC, p.99-116.
13. Curran, P.J. 1981 Multispectral remote sensing for estimating biomass and productivity. In: Plants and the Daylight Spectrum (ed. H. Smith), Academic Press, London. p.65-99.
14. Daughtry, C.S.T., K.P. Gallo and M.E. Bauer 1983. Spectral estimates of solar radiation intercepted by corn canopies. *Agron. J.* 75:527-531.
15. Dusek, D.A., R.D. Jackson and J.T. Musick 1985. Winter wheat vegetation indices calculated from combinations of seven spectral bands. *Remote Sens. Environ.* 18:

- 255-267.
16. Ehrlter, W.L., S.B. Idso, R.D. Jackson and R.J. Reginato 1978. Diurnal changes in plant water potential and canopy temperature of wheat as affected by drought. *Agron. J.* 70:999-1004.
  17. Elvidge C.D. and R.J.P. Lyon 1985. Estimation of the vegetation contribution to the 1.65/2.22  $\mu\text{m}$  ratio in airborne thematic-mapper imagery of the Virginia Range, Nevada. *Int. J. Remote Sens.* 6:75-88.
  18. Elving, D.C., M.R. Kaufmann and A.E. Hall 1972. Interpreting leaf water potential measurements with a model of the soil-plant-atmosphere continuum. *Physiol. Plant.* 27:161-168.
  19. Estes, J.E. (ed.) 1983. Manual of remote sensing II. American soc. Photogrammetry. p.2136-2228.
  20. Farquhar, G.D. and T.D. Sharkey 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:317-345.
  21. Fuchs, M. and C.B. Tanner 1966. Infrared thermometry of vegetation. *Agron. J.* 58: 597-601.
  22. 藤村貞夫 1986. センシング技術Ⅲー多次元化ー. 計測と制御 25:151-158.
  23. Gardner, W.R. 1960. Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil Sci.* 89:63-73.
  24. Gasstra, P. 1963. Climatic control of photosynthesis and respiration. In: *Environmental control of plant growth* (ed. L.T. Evans). Academic Press, New York. p.113-140.
  25. Gates, D.M. 1964. Characteristics of soil and vegetated surfaces to reflected and emitted radiation. *Proc. 3rd. Int. Symp. Remote Sens. Environ.* p.573-600.
  26. Gollan, T., J.B. Passioura and Rana Munns 1986. Soil water status affects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflower leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 13:459-464.
  27. Hanks, R.J., H.R. Gardner and R.L. Florian 1969. Plant growth-evapotranspiration relations for several crops in the central Great Plains. *Agron. J.* 61:30-34.
  28. Hanks, R.J. 1974. Model for predicting plant yield as influenced by water use. *Agron. J.* 66:660-665.
  29. Hanks, R.J. 1983. Yield and water-use relationships: An Overview. In: *Limitations to efficient water use in crop production* (ed. H.M. Taylor et al.). p.393-411.
  30. 原園芳信・矢吹万寿 1981. 葉面境界層と作物の物質生産に関する研究 (1) 気流方向, 葉の迎え角がカンショの葉面境界層抵抗値に及ぼす影響. *農業気象* 37:103-110.
  31. 長谷場徹也・伊藤代次郎 1976. イネの葉面境界層における水蒸気輸送 I. 層流気流中,

- 葉形稈面の場合. 農業気象 32:134-144.
32. Hatfield, J.L., P.J.Pinter, Jr., E.Chasseray, C.E.Ezra, R.J.Reginato, S.B.Idso and R.D.Jackson 1984. Effects of panicles on infrared thermometer measurement of canopy temperature in wheat. Agric. Forest Meteorol. 32:97-105.
  33. Hatfield, J.L. G.Asrar and E.T.Kanemasu 1984. Intercepted photosynthetically active radiation in wheat canopies estimated by spectral reflectance. Remote Sens. Environ. 14:65-75
  34. Heilman, J.L., W.E.Heilman and D.G.Moore 1981. Remote sensing of canopy temperature at incomplete cover. Agron. J. 73:403-406.
  35. Holmgren, P., P.G.Jarvis and M.S.Jarvis 1965. Resistances to carbon dioxide and water vapor transfer in leaves of different plant species. Physiol. Plant. 18: 557-573.
  36. 堀江 武 1981. 気象と作物の光合成, 蒸散そして生長に関するシステム生態学的研究. 農技研報告A28:1-181.
  37. 堀江 武 1983. 作物の物質生産と気象[1] —モデルと測定法—. 農及園 58:853-858.
  38. Howell, T.A. 1979. Evaporative demand as a plant stress. in: Modification of the aerial environment of plants (eds. B.J.Barfield and J.F.Gerber). ASAE monograph vol.2, ASAE. p.97-113.
  39. Huber, B. 1923. Transpiration in verschiedener stammhohe I. Sequoia gigantea. Z. Bot. 15:465-501.
  40. Idso, S.B., R.D.Jackson, W.L.Ehrler and S.T.Mitchell 1969. A method for determination of infrared emittance of leaves. Ecology 50:899-902.
  41. Idso, S.B., R.D.Jackson, P.J.Pinter, Jr., R.J.Reginato and J.L.Hatfield 1981. Normalizing the stress-degree-day parameter for environmental variability. Agric. Meteorol. 24:45-55.
  42. Idso, S.B., R.J.Reginato and J.W.Radin 1982. Leaf diffusion resistance and photosynthesis in cotton as related to a foliage temperature based plant water stress index. Agric. Meteorol. 27:27-34.
  43. Idso, S.B., B.A.Kimball and K.L.Clawson 1984. Quantifying effects of atmospheric enrichment on stomatal conductance and evapotranspiration of water hyacinth via infrared thermometry. Agric. Forest. Meteorol. 33:15-22.
  44. Idso, S.B. 1987. An apparent discrepancy between porometry and infrared thermometry relative to the dependence of plant stomatal conductance on air vapor pressure deficit. Agric. Forest Meteorol. 40:105-106.
  45. 今西錦司 1941. 生物の世界. 講談社, 東京. 194 pp.
  46. Inada, K. 1985. Spectral ratio of reflectance for estimating chlorophyll content

- of leaf. Japan. J. Crop Sci. 54:261-265.
47. 井上古雄・桃木徳博・岐部利幸・阿部 林・田辺 忍 1983. 飼料作物の高位生産を目標とした条件解析. 農研センター研究報告 1:105-120.
  48. 井上古雄 1986. 作物群落の生産機能および状態の非破壊非接触診断に関する研究. 第1報 自然条件下における作物キャノピーの熱画像解析. 日作紀 55:261-268.
  49. 井上古雄 1987a. トウモロコシ発育動態の定量的解析とそのモデル化. 農研センター研究報告 7:41-68.
  50. 井上古雄 1987b. 作物群落の生産機能および状態の非破壊非接触診断に関する研究. 第2報 赤外線放射センサによるトウモロコシキャノピー温度の特性および気象要因との関係. 日作紀 56:30-37.
  51. 井上古雄 1987c. 作物群落の生産機能および状態の非破壊非接触診断に関する研究. 第3報 群落放射温度と微気象データの多次元センシングによるトウモロコシ蒸散速度の遠隔推定. 日作紀 56:337-344.
  52. 井上古雄 1987d. 作物群落の生産機能および状態の非破壊非接触診断に関する研究. 第4報 野外条件下における光合成速度と蒸散速度の定量的関係. 日作紀 56:474-481.
  53. 井上古雄 1988a. 作物群落の生産機能および状態の非破壊非接触診断に関する研究. 第5報 群落表層における分光反射率分布および分光反射率による葉身クロロフィル濃度の遠隔推定. 日作紀 57:105-111.
  54. Inoue, Y., B.A. Kimball, R.D. Jackson, P.J. Pinter, Jr. and R.J. Reginato 1988b. Remote estimation of transpiration rate and stomatal resistance in cotton with infrared leaf temperature and micro-met data. Proc. of American Society of Agronomy 1988:14.
  55. 井上古雄, R.D. Jackson, P.J. Pinter, Jr. and R.J. Reginato 1988c. 土壌水分および大気飽差が蒸散速度, 気孔抵抗に及ぼす影響の解析と, それに基づく土壌水ストレスの検出. 日作紀 57(別1):235-236.
  56. 井上古雄, R.D. Jackson, B.A. Kimball, P.J. Pinter, Jr. and R.J. Reginato 1988d. 野外条件下における作物の蒸散速度, 気孔抵抗の遠隔的モニタリング手法について. 日作紀 57(別1):237-238.
  57. 井上古雄, B.A. Kimball, R.D. Jackson, P.J. Pinter, Jr. and R.J. Reginato 1988e. 野外条件下における光合成速度と蒸散速度/飽差の関係 - 大気  $\text{CO}_2$  濃度, 土壌水分, および土壌窒素を変えたワタについて. 日作紀 57(別2):141-142.
  58. 井上古雄, R.D. Jackson, P.J. Pinter, Jr. and R.J. Reginato 1988f. コムギ群落の全生育期間における分光反射特性と  $\text{GLAI}$ , 体内水分含有率の関係. 日作紀 57(別2):143-144.
  59. 石原 邦・飯田 修・平沢 正・小倉忠治 1979. 水稻葉身の窒素濃度と光合成速度との関係 - 気孔開度・気孔伝導度に着目して. 日作紀 48:543-550.

60. Jackson, R.D., R.J. Reginato, P.J. Pinter, Jr. and S.B. Idso 1979. Plant canopy information extraction from composite scene reflectance of row crops. *Applied Optics* 18:3775-3782.
61. Jackson, R.D., S.B. Idso, R.J. Reginato and P.J. Pinter, Jr. 1981. Canopy temperature as a crop water stress indicator. *Water Resour. Res.* 17:1133-1138.
62. Jackson, R.D. 1982a. Canopy temperature and crop water stress. In: *Advances in irrigation vol.1* (ed. D.I. Hillel). Academic Press, New York. p.43-85.
63. Jackson, R.D. 1982b. Soil moisture inferences from thermal-infrared measurements of vegetation temperatures. *IEEE trans. GE-20*:282-286.
64. Jackson, R.D., J.L. Hatfield, R.J. Reginato, S.B. Idso and P.J. Pinter, Jr. 1983. Estimation of daily evapotranspiration from one time-of-day measurements. *Agric. Water Management* 7:351-362.
65. Jackson, R.D. and B.F. Robinson 1985. Field evaluation of the temperature stability of a multispectral radiometer. *Remote Sens. Environ.* 17:103-108.
66. Jackson, R.D., and P.J. Pinter, Jr. 1986. Spectral response of architecturally different wheat canopies. *Remote Sens. Environ.* 20:43-56.
67. Jackson, R.D., M.S. Moran, P.N. Slater and S.F. Bigger 1987. Field calibration of reference reflectance panels. *Remote Sens. Environ.* 22:145-158.
68. Jackson, R.D., M.S. Moran, L.W. Gay and L.H. Raymond 1987. Evaluating evapotranspiration from field crops using airborne radiometry and ground-based meteorological data. *Irrigation Science* 8:81-90.
69. Jensen, M.E., J.L. Wright and B.J. Pratt 1971. Estimating soil moisture depletion from climate, crop and soil data. *Transact. ASAE* 14:954-959.
70. Jones, H.G. 1973. Limiting factors in photosynthesis. *New Phytol.* 72:1089-1094.
71. Jones, P., L.H. Allen, Jr. and J.W. Jones 1985. Responses of soybean canopy photosynthesis and transpiration to whole-day temperature changes in different CO<sub>2</sub> environments. *Agron. J.* 77:242-249.
72. Jordan, C.F. 1969. Derivation of leaf area index from quality of light on the forest floor. *Ecology* 50:663-666.
73. Jordan, W.R. and J.T. Ritchie 1971. Influence of soil water stress on evaporation, root absorption and internal water status of cotton. *Plant Physiol.* 48:783-788.
74. Kanemasu, E.T., G.W. Thurtell and C.B. Tanner 1969. Design, calibration and field use of stomatal diffusion porometer. *Plant Physiol.* 44:881-885.
75. Kanemasu, E.T. 1974. Seasonal canopy reflectance patterns of wheat, sorghum and soybean. *Remote Sens. Environ.* 3:43-57.
76. 加藤 栄 1980. 葉緑体のエネルギー代謝. 葉緑体 (宮地重遠他編). 理工学社, 東京.

- p.73-98.
77. Kaufmann, M.R. 1976. Water transport through plants - current perspectives. In: Transport and Transfer processes in plants (eds. I.F.Wardlaw and J.B.Passioura). Academic Press, New York. p.313-317.
  78. Keener, M.E. and P.L.Kirchner 1983. The use of canopy temperature as an indicator of drought stress in humid regions. Agric. Meteorol. 28:339-349.
  79. Kimes, D.S. and J.A.Kirchner 1982. Irradiance measurement errors due to the assumption of a Lambertian reference panel. Remote Sens. Environ. 12:141-149.
  80. Kirkham, M.B., D.E.Johnson, Jr., E.T.Kanemasu and L.R.Stone 1983. Canopy temperature and growth of differentially irrigated alfalfa. Agric. Meteorol. 29:235-246.
  81. Knipling, E.B. 1970. Physical and physiological basis for reflectance of visible and near-infrared radiation from vegetation. Remote Sens. Environ. 5:155-159.
  82. Kramer, P.J. 1983. Water relations of plants. Academic Press, New York. 489 pp.
  83. Kustas, W.P., B.J.Choudhury, Y.Inoue, P.J.Pinter, Jr., M.S.Moran, R.D.Jackson and R.J.Reginato 1988. Ground and aircraft infrared observations over a partially vegetated area. Int. J. Remote Sens. (in press).
  84. Lange, O.L., R.Losch, E.D.Schulze and L.Kappen 1971. Responses of stomata to change in humidity. Planta. 100:76-86.
  85. Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York. p.25-211.
  86. Lorenz, D. 1968. Temperature measurements of natural surfaces using infrared radiometers. Applied Optics 7:1705-1710.
  87. Losch, R. 1977. Responses of stomata to environmental factors - Experiments with isolated epidermal strips of Polypodium Vulgare. I. Temperature and humidity. Oecologia 29:85-97.
  88. Ludlow, M.M. and G.L.Wilson 1971. Photosynthesis of tropical pasture plant. I. Illuminance, carbon-dioxide concentration, leaf temperature and leaf air vapor pressure difference. Aust. J. Biol. Sci. 24:449-470.
  89. 松崎昭夫・刈谷国男・町田寛康・角田公正 1980. 水稻の生育調節と栄養診断に関する研究 第1報 色票による葉色診断と単位面積当たり穎果数の推定. 日作紀 49:439-444.
  90. 松崎昭夫 1985. 葉色の調査法. 作物生理実験法(北条良夫・石塚潤爾編). 農業技術協会, 東京. p.373-376.
  91. Millard, J.P., R.D.Jackson, R.C.Goettelmann, R.J.Reginato and S.B.Idso 1978. Crop water-stress assessment using an airborne thermal scanner. Photogramm. Eng. Remote Sens. 44:78-85.



92. Miller, G.P., M. Fuchs, M.J. Hall, G. Asrar, E.T. Kanemasu and D.E. Johnson 1984. Analysis of seasonal multispectral reflectance of small grains. *Remote Sens. Environ.* 14:153-167.
93. Molz, F.J. and J.M. Ferrier 1982. Mathematical treatment of water movement in plant cells and tissue: a review. *Plant, Cell Environ.* 5:191-206.
94. Monteith, J.L. 1973. Principles of environmental physics. Edward Arnold Publishers, London. 147 pp.
95. 棟方 研 1975. 生長モデル. 施設園芸における環境制御技術(高倉直他編). ソフトサイエンス社, 東京. p.280-292.
96. 棟方 研・芝山道郎 1982. 圃場作物反射スペクトル解析装置の開発 第4報 水稻群落における乾物重・葉緑素量・玄米収量の推定. 日作紀 51(別 1):165-166.
97. 棟方 研・芝山道郎 1985. 作物群落反射スペクトル解析装置の開発 第1報 圃場作物用ダブルビーム分光測定装置の試作. 日作紀 54:15-21
98. Mtui, T.A., E.T. Kanemasu and C. Wassom 1981. Canopy temperature, water use and water use efficiency of corn genotypes. *Agron. J.* 73:639-643.
99. Nakagawa, S. 1984. Study on evapotranspiration from pasture. *Environ. Res. Center Papers, Univ. of Tsukuba.* vol. 4, 87 pp.
100. Nielsen, D.C., K.L. Clawson and B.L. Blad 1984. Effect of solar azimuth and infrared thermometer view direction on measured soybean canopy temperature. *Agron. J.* 76:607-610.
101. Nobel, P.S. 1983. Biophysical plant physiology and ecology. W.H. Freeman and Co., San Francisco. p.291-519.
102. 奥山富子 1975. 赤外線放射温度計による枠試験水稻田の表面温度測定例. 農業気象 30: 191-194.
103. O'Toole, J.C., N.C. Turner, O.P. Namuco, M. Dingkhun and K.A. Gomez 1984. Comparison of some crop water stress measurement methods. *Crop Sci.* 24:1124-1128.
104. Pearman, G.I. 1966. The reflection of visible radiation from leaves of some western Australian species. *Australian J. Biol. Sci.* 19:97-103.
105. Penman, H.L. 1949. The dependence of transpiration on weather and soil conditions. *J. Soil Sci.* 1:74-89.
106. Penman, H.L. 1963. Vegetation and hydrology. Commonwealth Agricultural Bureaux, Bucks. 124 pp.
107. Penning de Vries, F.W.T. and H.H. van Laar (eds.) 1982. Simulation of plant growth and crop production. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen. 308 pp.
108. Perrier, A. 1971. Leaf temperature measurement. In: Plant photosynthetic produc-

- tion manual and methods(eds. Z.Sestak, J.Gatsky and P.G.Jarvis). Junk, The Hague. p.632-671.
109. Pinter,P.J.Jr., R.D.Jackson, C.E.Ezra and H.W.Gausman 1985. Sun-angle and canopy-architecture effects on the spectral reflectance of six wheat cultivars. *Int. J. Remote Sens.* 6:1813-1825.
  110. Power,J.F.,DL.Grunes and G.A.Reichmann 1961. The influence of phosphorus fertilization and moisture on growth and nutrient absorption by spring wheat: I. Plant growth, N uptake, and moisture use. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 25:205-210.
  111. Pruitt,W.O. and D.E.Angus 1960. Large weighing lysimeters for measuring evapotranspiration. *Trans. ASAE* 3:13-15.
  112. Raschke,K. 1965. Eigung und Konstruktion resistierende Porometer fur das Studium der Schliessgellen Physiologie. *Planta* 67:225-541.
  113. Raschke,K., W.F.Hanebuth and G.D.Farquhar 1978. Relationship between stomatal conductance and light intensity in leaves of Zea mays L., derived from experiments using the mesophyll as shade. *Planta* 139:73-77.
  114. Reginato,R.J., R.D.Jackson and P.J.Pinter,Jr. 1985. Evapotranspiration calculated from remote multispectral and ground station meteorological data. *Remote Sens. Environ.* 18:75-89.
  115. Reginato,R.J. and F.S.Nakayama 1987. Plastic standards for transferring neutron probe calibration. *Proc. Int. Conf. Measurement of soil and plant water status.* Utah State Univ. vol.1:17-20.
  116. Reginato,R.J. 1988. The report for the MAC II experiment. 400 pp.
  117. Richardson,A.L. and C.L.Wiegand 1977. Distinguishing vegetation from soil background information. *Photogram. Eng. and Remote Sens.* 43:1541-1552.
  118. Ritcher,H. 1973. Frictional potential losses and total water potential in plants: A reevaluation. *J. Exp. Bot.* 24:983-994.
  119. Ritchie,J.T. 1973. Influence of soil water status and meteorological conditions on evaporation from a corn canopy. *Agron. J.* 65:893-897.
  120. Ritchie,J.T. 1983. Efficient water use in crop production: Discussion on the generality of relations between biomass production and evapotranspiration. In: *Limitations to efficient water use in crop production*(eds. H.M.Taylor et al.). p.29-44.
  121. Robinson,B.F. and L.L.Biehl 1979. Calibration procedures for measurement of reflectance factor in remote sensing field research. *Proc.Soc.Photo-optical Instrum. Eng.* 196:16-26.
  122. Rouse,J.W., R.H.Hass, J.A.Schell and O.W.Deering 1974. Monitoring vegetation

- systems in the great plains with ERTS;3rd ERTS Symp., NASA SP-3511:309-317.
123. Running, S.W., R.H. Waring and R.A. Rydell 1975. Physiological control of water flux in conifers. A simulation computer model. *Oecologia* 18:1-16.
  124. Russell, R.S. 1977. Plant root systems : their function and interaction with the soil. McGraw-Hill, UK. 390 pp.
  125. 佐伯敏郎 1981. 含水量と水ポテンシャル. 水とイオン (熊沢喜久雄編). 朝倉書店, 東京. p.78-98.
  126. Sakuratani, T. 1981. A heat balance method for measuring water flux in the stem of intact plants. *J. Agric. Meteorol.* 34:9-17.
  127. Schulze, E.-D., O.L. Lange, U. Buschbom, L. Kappen and M. Evenari 1972. Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta* 108: 259-270.
  128. Sellers, P.J. and F.G. Hall 1987. The FIFE experiment plan. 141 pp.
  129. Shawcroft, R.W., E.R. Lemon, L.H. Stewart, Jr. and S.E. Jensen 1974. The soil-plant-atmosphere model and some of its predictions. *Agric. Meteorol.* 14:287-307.
  130. Sheriff, D.W. 1979. Stomatal aperture and the sensing of the environment by guard cells. *Plant, Cell and Environ.* 2:15-22.
  131. Shibayama, M. and K. Munakata 1986. A spectroradiometer for field use II. Biomass estimates for paddy rice using 1100 and 1200 nm reflectance. *Japan. J. Crop Sci.* 55:28-34.
  132. Shibayama, M. and T. Akiyama 1986. A spectroradiometer for field use IV. Radiometric estimation of chlorophyll index of rice canopy. *Japan. J. Crop Sci.* 55: 433-438.
  133. Spencer, W. and G. Bowes 1988. Photosynthesis and growth of water hyacinth under CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant Physiol.* 82:528-533.
  134. Stanhill, G. 1986. Water use efficiency. *Advances in agronomy* 39:53-85.
  135. Stock, M. 1987. AI and expert system: an overview. *AI applications* 1:9-17.
  136. Sutherland, R.A. and J.F. Bartholic 1977. Significance of vegetation in interpreting thermal radiation from a terrestrial surface. *J. Appl. Meteorol.* 16:759-763.
  137. Takami, S. and C.H.M. van Bavel 1975. Numerical experiments on the influence of CO<sub>2</sub> release at ground level on crop assimilation and water use. *Agric. Meteorol.* 15:193-203.
  138. 高見晋一 1977. 土-植物-大気系における物質とエネルギーの流れに対する一つのアプローチ. *農業気象* 32:209-216.
  139. 武田友四郎・玖村敦彦 1957. 水稻に於ける収量成立過程の解析 (I)窒素条件が葉面積,

- 同化能率および呼吸能率に及ぼす影響., (II)受光態勢並に物質生産経過に及ぼす窒素条件の影響について. 日作紀 26:165-175.
140. 滝内基弘・橋本 康 1977. 放射温度計による葉温測定と植物生体情報の関連. 計測自動制御学会論文集 13:482-488.
  141. Tanner,C.B. 1981. Transpiration efficiency of potato. *Agron. J.* 73:59-64.
  142. Tanner,C.B. and T.R. Sinclair 1983. Efficient water use in crop production. In: *Limitations to efficient water use in crop production*(ed. H.M.Taylor et al.). p.1-27.
  143. Termaat,A., J.B.Passioura and R.Munns 1985. Shoot turgor does not limit shoot growth of NaCl-affected wheat and barley. *Plant Physiol.* 77:869-872.
  144. Thom,A.S. 1975. Momentum, mass and heat exchange of plant communities. In: *Vegetation and the atmosphere vol.1* (ed. J.L.Monteith). Academic Press, London. p.93-100.
  145. Thomas,J.R. and A.H.Gerbermann 1984. Yield/reflectance relations in cabbage. *Photogramm. Eng. Remote Sensing* 43:1257-1266.
  146. Thornthwaite,C.W. and J.R.Mather 1957. Instructions and tables for computing potential evapotranspiration and the water balance. Publ. in *Climatol.* 10:180-311.
  147. 戸田盛和・小口武彦・高野文彦 1964. 物性物理学. 朝倉書店, 東京. p.142-144.
  148. Topp,G.C. and J.L.Davis 1985. Measurement of soil water using time-domain reflectometry(TDR): A field evaluation. *Soil Sci. Soc. Amer. J.* 49:19-24.
  149. Tucker,C.J. and E.L.Maxwell 1976. Sensor design for monitoring vegetation canopies. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* 42:1399-1410.
  150. Tucker,C.J. 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sens. of Environ.* 8:127-150.
  151. Turner,N.C. and J.E.,Begg 1973. Stomatal behavior and water status of maize, sorghum and tobacco under field conditions I. At high soil water potential. *Plant Physiol.* 51:31-36.
  152. Turner,N.C. 1974. Stomatal behavior and water status of maize, sorghum and tobacco under field conditions II. At low soil water potential. *Plant Physiol.* 53:360-365.
  153. Turner,N.C.1986. Crop water deficits: a decade of progress. *Advances in Agronomy* 39:1-51.
  154. 内嶋善兵衛 1970. 耕地の水収支. 農業気象ハンドブック. 養賢堂, 東京. p.44-62.
  155. Ulaby,F.T. 1974. Radar measurement of soil moisture content. *IEEE Trans.* 1A-22: 257-265.

156. Ulaby, F.T., J. Cihlar and R.K. Moore 1974. Active microwave measurement of soil water content. *Remote Sens. Environ.* 3:185-203.
157. 梅棹忠夫 1950. 生物の集団と環境. 岩波書店, 東京. p.76-94.
158. van Bavel, C.H.M. 1961. Lysimetric measurements of evapotranspiration rates in the eastern United States. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 25:138-141.
159. van Bavel, C.H.M. F.S. Nakayama and W.L. Ehler 1965. Measuring transpiration resistance of leaves. *Plant Physiol.* 40:535-540.
160. van Bavel, C.H.M. 1974. Soil water potential and plant behavior: a case modeling study with sunflowers. *Devol. Plant.* 9:89-109.
161. Vinogradov, B.V. 1977. Remote sensing in ecological botany. *Remote Sens. Environ.* 6:83-94.
162. 渡辺 包・畑中 勇・稲田勝美 1980. デジタル葉緑素計の開発. 第1報 構造と性能. 日作紀 49 別1:89-90.
163. Watts, W.R. 1977. Field studies of stomatal conductance. In: *Environmental effects on crop physiology* (eds. J.L. Landsberg and C.V. Cutting). Academic Press, London. p.173-196.
164. Wiegand, C.L. and A.J. Richardson 1984. Leaf area, light interception and yield estimates from spectral components analysis. *Agron. J.* 76:543-548.
165. Wit, C.T. de 1958. Transpiration and crop yields. *Versel. Landbouwk. Onderz.* 64: 1-88. Inst. of Biol. and Chem. Res. on Field Crops and Herbage, Wageningen, The Netherlands.
166. Wit, C.T. de et al. 1978. Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. *Simulation Monographs*. Pudoc, Wageningen. 140 pp.
167. Wit, C.T. de and J. Goudriaan 1978. Simulation of ecological processes. *Simulation Monographs*. Pudoc, Wageningen. 167 pp.
168. Wong, S.C., I.R. Cowan and G.D. Farquhar 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature* 282:425-426.
169. Woolley, J.T. 1971. Reflectance and transmittance of light by leaves. *Plant Physiol.* 47:656-662.
170. 安岡善文・宮崎忠国 1977. 遠隔計測による霞ヶ浦の定量的水質計測 (クロロフィル a) の定量. 国立公害研究所研究報告 6:85-93.
171. Zipoli, G., P.J. Pinter, Jr., R.J. Reginato, R.D. Jackson and S.B. Idso 1987. Canopy temperature for assessing water use and yield performance of six wheat cultivars exposed to drought stress. *Proc. Int. Conf. Measurement of soil and plant water status*. Utah State Univ. vol.2:93-97.

# Remote-Monitoring of Physiological and Ecological Status of Crops

— An Environmental-Physiological Analysis based on Multi-Dimensional  
Sensing of Electromagnetic Information and Micrometeorological Data —

Yoshio INOUE

1988

## Contents

|                                                                                                         |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| I. Introduction                                                                                         | 1  |
| II. Instrumentation and measurement techniques                                                          | 7  |
| 2.1 Infrared thermometry for the measurement of leaf<br>and canopy temperatures                         | 7  |
| 2.2 Thermal imagery and analysis systems                                                                | 14 |
| 2.3 Multi-spectral radiometers used for measurements of crop canopy<br>reflectances                     | 15 |
| 2.4 Drum scanner systems used for the optical analysis of color<br>photographs of crop canopies         | 17 |
| 2.5 Field multi-sensing systems for measuring the crop-environmental<br>factors                         | 19 |
| 2.6 Instruments used for the measurements of physiological and<br>environmental parameters              | 20 |
| 2.6.1 Steady state porometer for the field measurement of transpiration<br>rate and stomatal resistance | 20 |
| 2.6.2 Two kinds of portable instruments for the field measurement of<br>photosynthesis                  | 22 |
| 2.6.3 Neutron probe method for the measurement of soil water content                                    | 25 |
| 2.6.4 Chlorophyll meter used for measuring the chlorophyll content of<br>leaves                         | 27 |
| III. Thermal image analysis of crop canopies in the field                                               | 28 |
| 3.1 Surface temperature distribution of crop canopies in the field                                      | 28 |
| 3.1.1 Materials and methods                                                                             | 28 |

|                                                                                                                                                     |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 3.1.2 Results and discussion                                                                                                                        | 28 |
| a. Emissivity of a single leaf and a crop canopy                                                                                                    | 28 |
| b. Distribution of surface temperatures in a crop canopy                                                                                            | 30 |
| 3.2 Distribution of surface temperatures in a canopy with an incomplete<br>paint cover                                                              | 35 |
| 3.2.1 Materials and methods                                                                                                                         | 35 |
| 3.2.2 Results and discussion                                                                                                                        | 36 |
| IV. Measurement and analysis of infrared canopy temperatures                                                                                        | 40 |
| 4.1 Materials and methods                                                                                                                           | 40 |
| 4.2 Results and discussion                                                                                                                          | 41 |
| a. Comparison between the infrared canopy temperature and a mean leaf<br>temperature measured by thermocouples                                      | 41 |
| b. Relations between the infrared canopy temperature and air temperature,<br>vapor pressure deficit and photosynthetically active radiation         | 43 |
| c. The effects of view direction on a measured canopy temperature                                                                                   | 48 |
| V. Remote estimation of transpiration rate and stomatal resistance of<br>crops in the field                                                         | 50 |
| 5.1 Materials and methods                                                                                                                           | 51 |
| 5.2 Results and discussion                                                                                                                          | 52 |
| 5.2.1 Statistical analysis of the correlations between transpiration<br>rate, stomatal resistance and micrometeorological factors                   | 52 |
| 5.2.2 Micrometeorological analysis of physiological factors and remote<br>estimation of transpiration rate and stomatal resistance                  | 54 |
| a. A mechanistic model to estimate transpiration rate and stomatal<br>resistance based on the energy budget and gas exchange processes<br>of a leaf | 54 |
| b. Experimental examination of the model                                                                                                            | 58 |
| VI. Influences of drought stress and atmospheric vapor pressure deficit<br>on the transpiration rate and stomatal resistance in wheat               | 68 |
| 6.1 Materials and methods                                                                                                                           | 69 |
| 6.2 Results and discussion                                                                                                                          | 70 |
| a. Seasonal changes in soil and micrometeorological factors,<br>transpiration rate and stomatal resistance                                          | 70 |

|                                                                                                                                       |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| b. Influences of soil drought stress and vapor pressure deficit on the transpiration rate, stomatal resistance and canopy temperature | 72  |
| VII. Basic analysis of the remote estimation of photosynthetic activity of crops                                                      | 81  |
| 7.1 Materials and methods                                                                                                             | 81  |
| 7.2 Results and discussion                                                                                                            | 83  |
| a. A theoretical model for the relation between photosynthetic and transpiration rates based on gas and moisture exchanging processes | 83  |
| b. Experimental analysis of the relation between photosynthetic and transpiration rates under field conditions                        | 84  |
| c. Influence of chlorophyll content on the photosynthetic rate                                                                        | 93  |
| VIII. Remote estimation of leaf chlorophyll content, green leaf area index and maturity of crops using multi-spectral data            | 96  |
| 8.1 Materials and methods                                                                                                             | 97  |
| 8.2 Results and discussion                                                                                                            | 99  |
| a. A pattern analysis of spectral reflectances in a crop canopy                                                                       | 99  |
| b. Spectral estimation of the chlorophyll content of leaves                                                                           | 102 |
| c. Changes in spectral reflectances with growth stages and its relations with the green leaf area index                               | 105 |
| d. Relationship between spectral reflectances and crop maturity                                                                       | 113 |
| IX. General discussion                                                                                                                | 118 |
| 9.1 Theoretical index to estimate the environmental-physiological activity of crop plants                                             | 118 |
| a. An index for the physiological productivity based on transpiration rate                                                            | 118 |
| b. Parameters to evaluate the water use efficiency of crops                                                                           | 122 |
| 9.2 Perspectives of the remote methods for sensing and monitoring of physiological or ecological status of crop plants                | 123 |
| Summary                                                                                                                               | 126 |
| Acknowledgments                                                                                                                       | 133 |
| References                                                                                                                            | 134 |
| English Summary                                                                                                                       | 145 |



### Summary

The objective of this dissertation was to obtain basic information necessary to develop remote monitoring methods for evaluating the physiological and ecological status of crops under field conditions. Remotely sensed multi-spectral data were obtained for field crops concurrently with micrometeorological data, physiological and ecological parameters such as transpiration rate, stomatal resistance or leaf area index, etc. By analyzing statistical and theoretical interrelationships, some fundamental findings were obtained, and several models for remote estimation of physiological and ecological parameters were developed.

The results and conclusions for each chapter are summarized in the following sections.

#### Chapter I. Introduction

The objectives and the academic and practical background for this study are described. The major objective of this study was to develop methods to monitor the physiological and ecological status of crops, that is, to estimate transpiration rate, stomatal resistance, photosynthetic rate, chlorophyll content, leaf area, plant water contents, and environmental stresses using remotely sensed data ranging from the visible to the thermal infrared wavelengths. These methods are useful not only as techniques for agricultural management but also as tools for measurements in plant physiology and ecology. To accomplish the objective, fundamental analyses and modeling, with special emphasis on micrometeorological crop physiology, were used.

#### Chapter II. Instrumentation and measurement techniques

The principles and types of instruments used for the measurements are discussed, with special regard for practical applications.

1) Instruments for the measurement of visible and infrared spectral information from crops: infrared thermometers, thermal imagery system, spectral radiometers, drum scanner system for the analysis of color photographs, personal computer image analysis system.

2) Multi-dimensional sensing system devised for simultaneous, automatic, measurement of electromagnetic and micrometeorological data in the field. Measured factors were, infrared canopy temperature, spectral reflectance data, air tempera-

ture, vapor pressure deficit (VPD), photosynthetic photon flux density (PPFD), solar radiation and windspeed.

3) Instruments for the direct measurement of environmental and physiological status: steady state porometer, portable devices for photosynthesis measurements, neutron probe for soil water content, chlorophyll meter.

### Chapter III. Thermal image analysis of crop canopies in the field

The temperature distribution in a crop canopy under field conditions was investigated using an infrared imaging device. Emissivity of canopies and the measurement error involved with infrared imagery were discussed both from the theoretical and experimental point of view. The distribution of surface temperatures in a canopy with incomplete plant cover was also investigated.

1) The emissivity of a single leaf was  $0.96 <$  for wheat,  $0.93-0.96$  for corn,  $0.95$  for soybean,  $0.92$  for sunflower. The emissivity of crop canopies was estimated to be  $0.98-1.0$ .

2) Surface temperatures in a canopy were normally distributed with a range of  $1-3^{\circ}\text{C}$  with the standard deviation ranging from  $0.2$  to  $0.8^{\circ}\text{C}$  for wheat, barley, soybean and corn. A uniform canopy had a very uniform surface temperature. The temperature of panicles was higher than that of leaves, and a canopy with heads had relatively higher mean temperature than a canopy without heads. The infrared canopy temperature was a good estimate of the mean surface temperature when pointed only at leaves at angles between  $10$  and  $20^{\circ}$ , with the soil surface excluded.

3) The surface temperature of plants in an incomplete cotton canopy had a narrow peak distribution with a range of  $1^{\circ}$ . The temperature difference between the crop and soil surfaces was as high as  $33^{\circ}\text{C}$  near midday, remaining  $3.9$  to  $6.6^{\circ}\text{C}$  below air temperature. The crop temperature could, in particular cases, be estimated from composite canopy and bare soil temperature by use of data relating to the proportional area of plants, sunlit and shaded soil.

### Chapter IV. Measurement and analysis of infrared canopy temperatures

Remotely sensed leaf and canopy infrared temperatures were examined and compared with leaf temperatures measured with thermocouples. Relationships between infrared canopy temperatures and micrometeorological factors such as air temperature,

VPD and PPFD were analyzed. The effect of view azimuth on infrared canopy temperature was also examined experimentally.

1) The infrared canopy temperature was closely correlated with the mean leaf temperature as measured with thermocouples, indicating that infrared canopy temperature is a good estimate of mean leaf temperature. The upper leaf surface temperatures were consistently higher than those of the lower surface by 0-0.3°C under cloudy conditions, and by 0.1-0.2°C under clear sky conditions. The time constant in the response of leaf temperature to solar radiation or ambient temperature changes was estimated to range from a few seconds to a few minutes.

2) A regression analysis showed that canopy temperatures were closely related to air temperature, PPFD, and VPD, with the slope of the temperature-VPD relation being negative. The correlation coefficients for all relationships were high.

3) The infrared canopy temperature changed by  $\pm 0.5^{\circ}\text{C}$  depending upon view and sun azimuth. The most reliable estimate of a mean canopy temperature may be the average of values from two opposite directions or the four cardinal directions. However, a measurement from the direction of the sun will give the best estimate of the mean temperature of sunlit leaves.

#### Chapter V. Remote estimation of transpiration rate and stomatal resistance of crops in the field.

Values of simultaneously measured infrared canopy temperature, micrometeorological factors, transpiration rate, and stomatal resistance were analyzed both statistically and mechanistically. On the basis of the analyses, a model for estimating the transpiration rate and stomatal resistance from remote measurements was constructed.

1) Although the transpiration rate for corn plants was closely correlated with canopy temperature, VPD and PPFD, it fluctuated in response to other factors. The stomatal resistance was closely correlated (negatively) with canopy temperature and PPFD, but had little correlation with VPD. Apparently, VPD exerted a strong influence on the transpiration rate, but only a slight influence on stomatal resistance. The regression equation for the prediction of transpiration rate from air temperature, VPD, and PPFD, had a correlation coefficient of 0.84<sup>++</sup>. The stomatal

resistance could be predicted from air temperature and PPFD with an equation whose coefficient was 0.74<sup>-</sup>.

2) A model to estimate transpiration rate using remotely sensed canopy temperature and micrometeorological data was developed based on the energy budget of a leaf and heat transfer through the leaf boundary layer. The calculated transpiration rates for corn were closely correlated with the mean transpiration rate measured by steady state porometry ( $r=0.95^{--}$ ).

3) By combining equations for the moisture exchange processes with the above model, the mean stomatal resistance of leaves and the transpiration rates were estimated simultaneously, using remotely sensed data. Calculated stomatal resistance and transpiration rates for cotton were closely correlated with mean values measured with a steady state porometer ( $r=0.77^{--}$  and  $0.88^{--}$  respectively). The correspondence between the calculated and measured values was especially good for the stomatal resistance. The results imply that transpiration rates and stomatal resistance can be monitored remotely and instantaneously under field conditions.

#### Chapter VI. Influence of drought stress and atmospheric vapor pressure deficit on the transpiration rate and stomatal resistance of wheat

Relationships between stress caused by soil water deficiency and the vapor pressure deficit of air, and the physiological status of wheat plants as exemplified by the transpiration rate and stomatal resistance were investigated as a basis for a remote estimation of drought stress.

1) Soil water status was well evaluated as the extractable soil water fraction (ESWF) remaining in the soil, as derived from volumetric water contents measured using a neutron probe method (0 to 170 cm, 8 depths).

2) Transpiration rates were closely correlated with ESWF in water-stressed plots, but were poorly correlated in the well-watered plots. On the other hand, there was little correlation between stomatal resistance and ESWF in water-stressed plots, but a high correlation obtained in the well-watered plots. When the ESWF was less than 40%, it appeared to control the transpiration rate. When the ESWF was greater than 40%, the transpiration rate appeared to be controlled by the vapor pressure deficit.

3) Stomatal resistance remained low and appeared independent of ESWF when

the ESWF was greater than 40%, but decreased proportionally with ESWF when the latter was less than 40%. The good relationship between stomatal resistance and ESWF (for ESWF < 40%) indicates that this parameter may be useful for monitoring soil-water induced stress.

4) The temperature difference  $t_{\text{canopy}} - t_{\text{air}}$  increased with decreasing ESWF, especially for low values of ESWF. Although the ESWF changed dramatically with irrigation, the temperature difference exhibited a time delay of three to five days.

5) The ratio of transpiration rate to vapor pressure deficit correlated better with ESWF than did the transpiration rate alone. Ratios of transpiration rates in water-stressed plots to well-watered plots was closely correlated to the ratio of ESWF for the plots. The ESWF was well estimated by regression equations with stomatal conductance and vapor pressure deficit as the input variables.

#### Chapter VII. Basic analysis for the remote estimation of photosynthetic activity of crops

A relation between photosynthetic and transpiration rates was examined quantitatively on the basis of gas and moisture exchange processes in the stomata and the boundary layer. Photosynthetic and transpiration rates were measured simultaneously with micrometeorological data under field conditions and compared with a theoretical model. The influence of leaf chlorophyll content on photosynthetic rate was also experimentally examined.

1) Using a theoretical model, the photosynthetic rate ( $P_n$ ) was found to be proportionally related to the ratio of transpiration rate to vapor pressure deficit ( $Tr/VPD$ ), and to the difference between ambient and substomatal  $CO_2$  concentration ( $C_a - C_i$ ).

2) Experimentally, a proportional relationship was found between photosynthetic rate and the ratio  $Tr/VPD$  for corn under a wide range of micrometeorological and plant conditions. The difference  $C_a - C_i$  was calculated as 159 ppm for corn, using a regression equation.

3) A similar linear relationship between  $P_n$  and  $Tr/VPD$  was obtained for soybean as for corn. The difference between slopes of the regression equations for corn (24.1) and for soybean (7.74) resulted from a difference in photosynthetic

efficiency between the two crop species. Using the regression equation for soybean, a value of 51 ppm for  $C_a - C_i$  was obtained.

4) Photosynthetic rates in cotton were higher under high (650 ppm)  $CO_2$  conditions than under normal (350 ppm)  $CO_2$  conditions over the entire growing season. The same type of relationship between  $P_n$  and  $Tr/VPD$  as shown above for corn and soybean was obtained for cotton under each  $CO_2$  level. The slope of the regression line was higher for 650 ppm than for 350 ppm  $CO_2$ . Apparently  $C_a - C_i$  remained constant for each  $CO_2$  concentration. The ratio of the two regression coefficients (7.31 for 650 ppm and 4.50 for 350 ppm) was 1.62, a value relatively close to the ratio of the two  $CO_2$  concentrations ( $650/350 = 1.86$ ). From the regression equations, the sub-stomatal  $CO_2$  concentration for cotton was calculated as 134 ppm.

5) The relationship between  $P_n$  and  $Tr/VPD$ , developed for three crops, at two different  $CO_2$  concentrations and for a wide range of micrometeorological conditions, should be useful for estimating photosynthetic activity using remotely sensed data.

6) Leaf chlorophyll (Chl) contents and PPFD had a considerable effect on photosynthetic rate under non-water-stressed conditions. However, under water-stressed conditions, Chl and PPFD had considerably less effect on  $P_n$  than did the VPD.

#### Chapter VIII. Remote estimation of leaf chlorophyll content, green leaf area index, and crop maturity, using multi-spectral data

The pattern of reflectance within a canopy was investigated using color photographs and a drum scanner. The reflectance was compared to the actual distribution of leaf chlorophyll concentration of the canopy. The model for estimating leaf chlorophyll concentration from spectral measurements was also examined for corn and soybean. Relationships of spectral reflectance with green leaf area index (GLAI) and maturity were also examined for wheat.

1) The actual leaf chlorophyll concentration within a canopy had a symmetrical distribution, approximately the same as a normal distribution. On the other hand, the distribution of optical density in a photograph of a canopy usually had a two-peak distribution pattern which did not correspond with the actual distribution of chlorophyll concentration of the leaves. The average optical density was strong-

ly affected by shade, while the optical density for each pixel even changed with leaf angle. The difference between the mode and the average of a distribution was reduced by selecting a field of view that avoided shaded parts of the canopy.

2) Analysis of the relationship between leaf chlorophyll concentration and spectral reflectance in corn and soybean showed that the coefficient of variance for reflectance was highest at 550 nm wavelength and lowest in the waveband from 750 to 1050 nm. The variance in the two bands could be an indication of spectral sensitivity of reflectance to leaf chlorophyll concentration. The highest correlation was found for the relationship between the reflectance ratio 850nm/550nm and chlorophyll concentration. Although the correlation coefficient was 0.68<sup>++</sup> for corn and 0.83<sup>++</sup> for soybean, there was a considerable difference between the two regression lines, which were strongly affected by leaf thickness (SLA).

3) An instantaneous remote estimation of the average chlorophyll concentration of leaves in a canopy would be of considerable advantage. However, before this can be accomplished, problems such as the errors caused by shade and leaf thickness must be solved. It is also important to separate the influence of biomass (or LAI) on spectral reflectance from that of leaf chlorophyll concentration. It will be necessary to develop numerical models to reduce the effects of these different leaf features and measurement conditions by parameterization of these factors.

4) Two ratios, MMR3/MMR6 (660nm/1650nm) and MMR3/MMR2 (660nm/560nm) had higher correlations with GLAI of wheat than either NIR/RED (850nm/560nm) or ND [(850nm - 560nm)/(850nm + 560nm)]. Coefficients for these two ratios were high enough (0.93<sup>++</sup>-0.96<sup>++</sup>) to determine changes in GLAI, at least for a particular plot.

5) There was a close correlation between plant water content during the maturity period of wheat and spectral reflectance ratios such as MMR2/MMR3 (560nm/660 nm), MMR4/MMR1 (850nm/490nm), and MMR4/MMR2 (850nm/560nm). The highest coefficient (0.94<sup>++</sup>) was obtained for the relationship between the visible reflectance ratio MMR2/MMR3 (560nm/660nm) and water content for six wheat cultivars.

## Chapter IX. General discussion

Relations between micrometeorological factors and physiological functions were examined theoretically as a basis for developing remote sensing techniques for monitoring the physiological activity of crop plants.

Potential advantages and some perspectives of using a remote method to monitor physiological and ecological status of crop plants were discussed.

1) An index (TI) was defined as the ratio of the transpiration rate of a leaf to the evaporation rate from an imaginary free water surface having the same shape as the leaf and exposed to the same environmental conditions. The index should be useful for estimating the physiological activity for any crop species under a wide range of environmental conditions. Infrared leaf temperature proved to be very sensitive to changes not only in solar radiation, air temperature and windspeed, but also to transpiration rate. This implies that the infrared leaf temperature, by itself, could be a useful parameter for screening in plant breeding.

2) The water use efficiency at a physiological level was expressed as a ratio of the photosynthetic to the transpiration rate, which showed that the water use efficiency was subject to change depending upon leaf vapor pressure deficit (VPD<sub>l</sub>) and the difference between ambient and substomatal CO<sub>2</sub> concentration (C<sub>a</sub> - C<sub>i</sub>). Because C<sub>a</sub> - C<sub>i</sub> was very consistent for each crop, the water use efficiency was shown to be limited by VPD<sub>l</sub>, which could be detected by infrared leaf temperature.

3) The potential advantages of using a remote method are: (1) not destructive nor disturbing to crop plants, (2) ability to follow the same plants over a full growing season, (3) quantitative estimation of physiological and ecological parameters, (4) real-time estimation, and (5) labor saving.

4) Future perspectives: (1) to develop fundamental basis for relationships between optical or electromagnetic information and physiological and ecological parameters of crop plants, (2) to combine ground-based monitoring methods with aircraft and satellite observations, (3) to combine monitoring methods with computer simulation models, (4) to develop remote sensing and monitoring methods as intelligent systems.